Grundriss

der

Entwicklungslehre

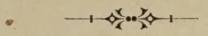
(Embryologie)

auf Grund der Prüfungsordnung für Ärzte vom 28./5. 1901
für Studierende bearbeitet

von

Dr. Karl Hauser.

Mit zahlreichen Abbildungen im Text.



Berlin 1906.
Verlag von Max Günther.
Auguststrasse 3a.

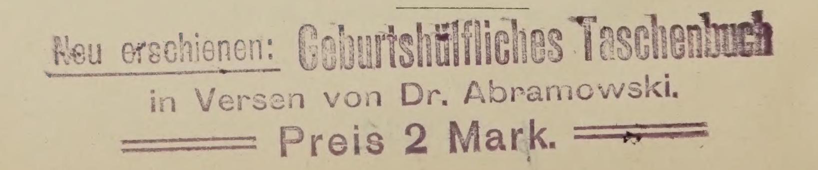
Vorwort.

Auf Wunsch meines Verlegers habe ich in dem vorliegenden Bändchen die wichtigsten Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte, die ich in meiner „Anatomie in 90 Vorträgen" immer den entsprechenden Kapiteln zerstreut beigefügt habe, nochmals im Zusammenhang dargestellt. Zur besseren Veranschaulichung des Stoffes sind dem Texte Zeichnungen beigefügt worden. Da nach der neuen Prüfungsordnung Histologie und Embryologie als besonderer Teil des anatomischen Examens behandelt wird, erschien es mir zweckmässig, das Heftchen dem im gleichen Verlage erschienenen „Compendium der Histologie" von Dr. Ludwig Schwartzenberger anzugliedern. Diesem Bestreben ist auch rein äusserlich durch Fortführung der Seitenzahl des Schwartzenberger'schen Compendiums Rechnung getragen worden, so dass der hiermit veröffentlichte „Grundriss der Entwicklungslehre" mit Seite 145 beginnt.

Berlin, im November 1905.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.



I. Teil:

Allgemeine Entwicklungsgeschichte.

I. Die Samenfäden.

Der **Samen (sperma),** das Sekret des Hoden, ist gewöhnlich noch mit dem Sekret anderer Drüsen vermischt (Samenbläschen, Cowpersche Drüsen, prostata). Er reagiert schwach alkalisch, ist weisslichgelb und zähflüssig. Er ist reich an Eiweiss und enthält als specificum das Spermin, welches ihm einen eigentümlichen Geruch verleiht. An morphologischen Bestandteilen enthält er die Samenfäden (Spermatozoen). Diese bestehen aus dem Kopf (birnenförmig), Mittelstück (pfriemenförmig) und Schwanz (fadenförmig). Der letztere führt geisselartige Schwingungen aus, welche den Samenfäden eine lokomotorische Bewegung von der mittleren Geschwindigkeit 0,3 mm ermöglichen. Die Zahl der Spermatozoen beträgt beim Manne 61 000 pro cbmm, so dass auf ein reifes Ei über 800 Millionen Spermatozoen kommen.

S.
K
H.
M.
E

Fig. 1.
Spermatozoon
K. = Kopf mit Delle.
S. = Spiess Perforatorium
H. = Hals.
M. = Mittelfaden mit Hülle.
E. = Endstück ohne Hülle.

Spermatogenese. Die Samenfäden entstehen in den tubuli contorti des Hodens. Die Wand dieser Tubuli lässt zur Zeit der Samenbereitung folgende Schichten erkennen:

1. Randzone. Sie liegt am tiefsten, unmittelbar auf der tunica propria und enthält 2 Arten von Zellen:
   a) Spermatogonien = Samenbildungszellen. Sie sind fein granuliert, mit einem ovalen Kern versehen. Jedes Spermatogonium teilt sich in zwei Zellen, von denen die eine in der Randzone liegen bleibt, die andere aber mehr nach dem Lumen des Samenkanälchens zuwandert und zur »Samenmutterzelle« wird.
   b) Sertolische Zellen = Stützzellen. Sie sind dreieckig, sitzen mit ihrer Basis auf der tunica propria des Samenkanälchens und entsenden zwischen die Spermatogonien Ausläufer.

2. Schicht der Samenmutterzellen (Spermatocyten). Die letzteren teilen sich in je zwei Zellen, welche sich ebenfalls durch Teilung verdoppeln. Mithin erzeugt jede Samenmutterzelle 4 neue Zellen = Spermatiden (Samenzellen.)
3. Schicht der Spermatiden. Die letzteren bilden sich zu den schon beschriebenen Samenfäden um, indem aus dem Kern der Zelle der Kopf, aus dem Protoplasma der Schwanzfaden wird, während die Entstehung des Mittelstückes noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist.

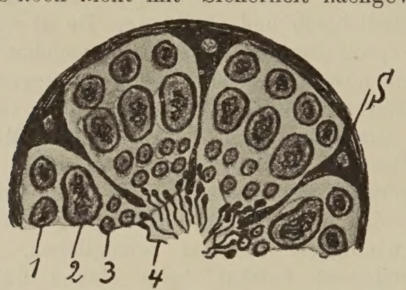


Fig. 2.
Querschnitt durch ein Samenkanälchen.
S. = Sertolische Stützzelle, 1 = Spermatogonien, 2 = Spermatocyten, 3 = Spermatiden, 4 = Spermien.

2. Das Ei.

Die **Eier (ova)** werden bereits im Embryo angelegt, reifen aber erst nach der Geburt. Die äusserste Schicht des Eierstockes ist das sogenannte Keimepithel = umgewandeltes Peritoneum. Es besteht aus kubischen Zellen. Bereits im Fetus entwickeln sich einige dieser Zellen zu den sog. »Ureiern« (gross, mit grossem bläschenförmigem Kern). Hierauf wuchern aus dem Keimepithel solide Zapfen = Pflügersche Schläuche in das bindegewebige Stroma hinein. Diese Zapfen bestehen im wesentlichen aus Keimepithelzellen, schliessen aber auch die Ureier mit ein. Das umgebende Bindegewebe wächst in diese »Schläuche« hinein und schält so Zellkomplexe = Primärfollikel heraus, welche aus Keimepithelzellen (= Follikelzellen) und mindestens einem Urei bestehen. Bis hierher reicht die embryonale Entwicklung.

Später wandelt sich der Primärfollikel zum Graaf'schen Follikel, das Urei zum Ei um. Der **Graaf'sche Follikel** bildet

sich dadurch, dass die primären Follikelzellen an einer Stelle auseinander weichen und ein antrum bilden. Das letztere füllt sich mit dem liquor folliculi, welcher nach einigen Autoren ein Transsudat der umgebenden Blutgefässe ist, nach andern aber durch Auflösung von Follikelzellen entsteht. Der fertige Graaf'sche

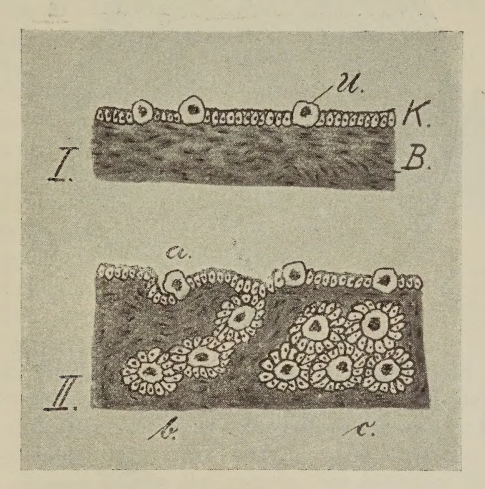


Fig. 3 und 4.
Pflügersche Schläuche.
I. K. = Keimepithel, mit U. = Ureiern; B. = Bindegewebe.
II. Pflügersche Schläuche: a) beginnende Einsenkung von Keimepithel, b) ein einziger Pflüger'scher Schlauch, der mit dem Keimgewebe noch durch Epithel zusammenhängt, c) Ureier ohne Verbindung mit dem Keimepithel.

Follikel besteht demnach aus einer bindegewebigen theca folliculi. Dieser liegt nach innen eine glashelle Membran = Glashaut an, und auf diese folgt, weiter nach innen, die membrana granulosa, welche aus den Keimepithelzellen (oder Follikelzellen) besteht. An einer Stelle ist die granulosa verdickt = discus oophorus (cumulus proligerus), in letzterem liegt das **Ei.**

Dasselbe hat beim Menschen die Grösse eines Sandkörnchens. Es zeigt die typischen Bestandteile der Zelle. Die Membran heisst hier zona pellucida, das Protoplasma = Dotter ist differenziert in eine homogene Masse = Bildungsdotter oder Protoplasma (im engeren Sinne) und in Körnchen = Deutoplasma (Nahrungsdotter, lecithus). Der Kern heisst vesicula germinativa (Keimbläschen), das Kernkörperchen macula germinativa (Keim-

fleck). Zwischen zona pellucida und Dotter ist der perivitelline Spaltraum gelegen.

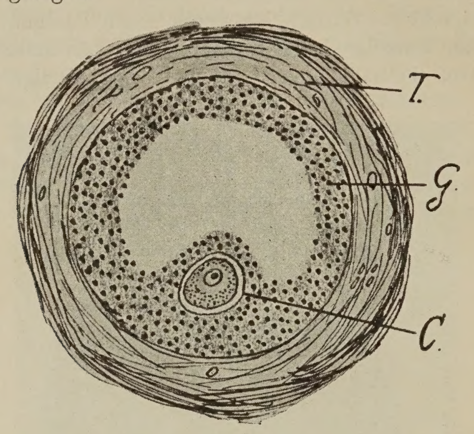


Fig. 5.

Ein Graaf'sches Bläschen mit Inhalt.

T. = Theca folliculi (aus Tunica interna u. externa bestehend)
G. = Stratum granulosum s. Follikelepithel
C. = Cumulus oophorus mit dem Ei.

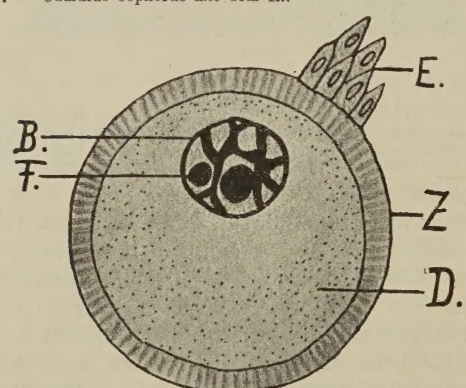


Fig. 6.

Bau eines Säugetier-Eies.

Z. = Zona pellucida mit Poren (Zellmembran) darauf
E. = einige Follikelzellen
D. = Dotter (Protoplasma) mit Deutoplasma
B. = Keimbläschen (Kern)
F. = Keimfleck (Kernkörperchen).

Nicht alle Eier sind nach diesem Typus gebaut. Es gibt

auch sog. telolecithale Eier, bei welchen der Nahrungsdotter an einem, das Protoplasma am andern Pol liegt (Amphibien). Bei den Vogeleiern ist das Protoplasma, welches immer den Kern enthält, auf eine flache Keimscheibe beschränkt, bei den Insekten liegen Protoplasma und Deutoplasma konzentrisch (= zentrolecithale Eier).

Ehe das Ei befruchtungsfähig wird, muss es reifen. Die **Reifung** zeigt zwei Erscheinungen:

1. Reduktion des Chromatins, indem die vesicula germinativa kleiner wird und die macula ganz verschwindet.
2. Ausstossung der Richtungskörperchen. Der Kern teilt sich und stösst das erste Richtungskörperchen aus, der zurückgebliebene Kernrest teilt sich nochmals und bildet das zweite Richtungskörperchen. Der restierende Kern (also nur noch ein Vierteil des ursprünglichen) = Eikern oder weiblicher Vorkern.

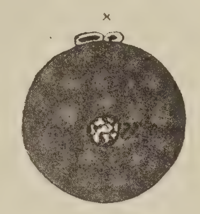


Fig. 7.
Ei nach Ausstossung der beiden Richtungskörperchen (×).
v. = weibl. Vorkern.

Beim Menschen erfolgt die Reifung noch innerhalb des Graaf'schen Follikels. Dieser platzt nunmehr und entleert das reife Ei in die Fimbrien der tuba (s. oviductus), deren Flimmerepithel es nach dem Uterus zu bewegt. Der gesprungene Graaf'sche Follikel bildet sich jetzt zum corpus luteum um. Dieses hat seinen Namen von den üppig wuchernden Luteinzellen (Lutein = fettähnliche, gelbe Substanz), welche wahrscheinlich durch Proliferation der Follikelzellen entstehen (Rawitz). Geht das Ei unbefruchtet zu Grunde, so entwickelt sich ein sogenanntes corpus luteum spurium (erbsengross), wird das Ei aber befruchtet, so kann das corpus die Grösse einer Kirsche erreichen = corpus luteum verum. Diese Vergrösserung hat natürlich ihre Ursache in dem vermehrten Blutandrang zu den Genitalien, welcher nach der Conception erfolgt. Hat das corpus luteum das Maximum seiner Entwickelung erreicht, so geht es durch fettige Metamorphose seiner Zellen zu Grunde; der hierbei entstehende detritus wird resorbiert und an Stelle des ehemaligen Follikels bleibt eine Narbe zurück = corpus albicans. Das Platzen des Follikels ist von einer leichten Blutung begleitet = Ovulation. Der zerfallende Blutfarbstoff kann bisweilen die Narbe pigmentieren = corpus nigrum.

Die **Befruchtung** des Eies erfolgt im Eileiter (tuba Fallopiae s. oviductus). Am besten beobachtet man den sich hierbei abspielenden Vorgang, wenn man die Geschlechtsprodukte der See-

igel mit Seewasser mischt. Man sieht dann, wie die Samenfäden auf das Ei zuwandern, wie jedoch immer nur ein Samenfaden in dasselbe eindringt. Ein solcher besteht aus Kopf, Mittelstück und Schwanzfaden. Der letztere wird völlig resorbiert, das Mittelstück wird zum Centrosoma, der Kopf zum Spermakern oder männlichen Vorkern. Die beiden (d. h. der männliche und der weibliche) Vorkerne verschmelzen und bilden den Furchungskern, welcher ausgedehnten Teilungsprozessen unterliegt. Die erste Furche geht durch die beiden Richtungskörperchen, die zweite senkrecht dazu u. s. w. Auf diese Weise entsteht ein Zellhaufen = morula (Maulbeere), welcher sich bald zu einem mit Flüssigkeit gefüllten Bläschen umbildet = blastula. Indem sich diese nunmehr, etwa wie ein Gummiball, einstülpt, entsteht die gastrula (Becherlarve), an der man zwei Keimblätter (Ektoderm und Entoderm), sowie den Gastralraum unterscheidet. Die Furchung ist innerhalb der einzelnen Tierklassen verschieden. Sie ist total, wenn der ganze Eikern sich furcht, partiell dagegen, wenn sich entweder nur die Keimscheibe oder (bei den centrolecithalen Eiern) die peripherische Zone furcht. Eier der ersteren Art = holoblastisch, Eier der zweiten Art = meroblastisch. Holoblastische Eier können sich wieder auf zwei Arten teilen

a) aequal = die durch Teilung entstandenen Zellen sind gleich gross (Mensch, Säugetiere, amphioxus lanceolatus),
b) inaequal = die Teilungszellen sind von verschiedener Grösse (die kleineren sind aus dem Protoplasma hervorgegangen = animale, die grösseren aus dem Nahrungsdotter = vegetative). Bei Amphibien.

Die meroblastischen Eier teilen sich ebenfalls verschieden:

a) discoidal = nur die Keimscheibe treibt Zellen (Vögel, Reptilien, Fische),
b) superficial = die peripherische Zone furcht sich (Insekten).

Eihüllen. Der aus dem Ei sich entwickelnde Embryo umgibt sich mit den sog. sekundären Eihüllen. Diese sind

1. Amnion, entsteht aus zwei Falten, welche aus der Dotterblase herauswachsen und sich über dem Rücken des Embryo schliessen. Es umgibt diesen wie ein Sack.
2. Serosa = parietales Blatt dieses Sackes.
3. Allantois = Ausstülpung des Enddarmes, wächst durch den Nabel des Embryos heraus und kommt so zwischen Amnion und Serosa neben dem Dottersack

zu liegen. Sie erweitert sich zum Allantoissack. Der Stiel, welcher letzteren mit dem Enddarm verbindet = Urachus. Der Allantoissack nimmt das Harnwasser auf und erfüllt auch respiratorische Aufgaben.



Fig. 8.

Embryo mit seinen Eihüllen:
A. = Allantois,
D. = Dottersack,
Am. = Amnionhöhle, noch nicht ganz geschlossen,
S. = Serosa,
Ch. = Chorion.

Niedere Wirbeltiere (Fische, Amphibien) besitzen diese sekundären Hüllen nicht = Anamniota; Reptilien, Vögel und Säugetiere stets = Amniota. Von letzteren unterscheidet man wieder solche, deren Hüllen auf dem oben beschriebenen status verharren (Schnabeltiere, Beuteltiere) = aplacentalia, und solche, deren Serosa sich zu einer placenta ausbildet (alle übrigen Säugetiere, Mensch) = placentalia. Bei diesen bildet die Serosa feine Epithelzotten und heisst in diesem Zustande chorion (Zottenhaut). Die Zotten, in welchen Capillarschlingen liegen, stossen in entsprechende Vertiefungen der Uterusschleimhaut, und auf diese Weise erfolgt durch Diffusion ein Gasaustausch zwischen dem Blute der Mutter und

des Fetus. Eine Anzahl der Zotten geht zu Grunde = chorion laeve, ein anderer Teil entwickelt sich dafür um so stärker = chorion frondosum. Das letztere stellt die sogenannte fetale Placenta vor, während sich die mütterliche Placenta aus der Uterusschleimhaut entwickelt. Das grosse, im Fundus uteri liegende Organ, welches wir placenta oder Blutkuchen nennen, besteht demnach aus zwei selbständigen Abschnitten, einem mütterlichen und einem fetalen. In beiden ist das Blutgefässsystem ein völlig abgeschlossenes. Eine Kommunikation der mütterlichen und embryonalen Gefässe existiert also nicht. Der Gasaustausch erfolgt vielmehr nach dem Gesetze der Diffusion.



Fig. 9.
Die Decidua nach der Einbettung des Eies:
b. = Decidua basalis (= serotina), unmittelbar unter dem Ei gelegener Teil der Schleimhaut, aus dem sich später die Placenta bildet,
r. = Decidua reflexa, der über das Ei hinweggewucherte Teil der Schleimhaut,
v. Decidua vera, der übrige die ganze Uterushühle auskleidende Teil der Schleimhaut.

Unter den placentalia unterscheiden wir wiederum adeciduata (Faultier, Wale, Huftiere) und deciduata (alle übrigen placentalia) Die decidua ist die umgewandelte Uterusschleimhaut. Unmittelbar nach der Befruchtung bettet sich das menschliche Ei in die Schleimhaut des Uterus ein. Diese Stelle = decidua basilans s. serotina entwickelt sich zur mütterlichen Placenta. Die benachbarte Schleimhaut wuchert über das Ei hinweg = decidua reflexa s. capsularis, während der Rest der Uterusschleimhaut = decidua vera stark hyperaemisch wird und die für die Gravidität charakteristischen Umwandlungen eingeht (Verlust des Flimmerepithels, Modifizierung in eine spongiöse und kompakte Schicht).

3. Die Zellteilung.

Die **Fortpflanzung** der Zellen ist in neuester Zeit immer mehr aufgeklärt worden. Früher glaubte man, dass sich Zellen,

analog wie Kristalle in der Mutterlauge, spontan aus einer gestaltungsfähigen Flüssigkeit, die man Cytoblastem nannte, niederschlagen könnten. Diesen Vorgang nannte man generatio aequivoca, und es ist ein Hauptverdienst R. Virchows, dem Satz »omnis cellula e cellula« endgiltig Geltung verschafft zu haben. Zellen entstehen immer aus andern Zellen durch Teilung, und man unterscheidet

1. direkte = amitotische Teilung = Einschnüren zweier Kerne und des Protoplasmas bis zur völligen Teilung. Vielleicht ist diese direkte Teilung überhaupt nicht mehr physiologisch, obgleich sie oft neben der indirekten Teilung (!) bei Knorpelzellen, Leucocyten, oberflächlichen Epithelien u. a. beobachtet wird.

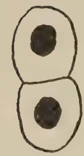




Fig. 10.
Schema der direkten Kernteilung.

2. indirekte = Mitose, Karyokinese. Das Centrosoma wandert in das Protoplasma und teilt sich in die beiden Polkörperchen. Diese rücken auseinander, und es bildet sich zwischen ihnen die Zentralspindel. Das Chromatin des Kernes bildet sich, indem die Membran allmählich

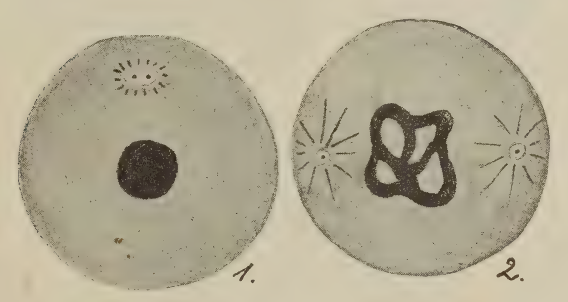


Fig. 11.
Die indirekte Zellteilung:
1. Ruhender Kern.
2. Jedes Centrosoma rückt um 90° von seiner Stelle; Knäuelstadium des Kerns.

schwindet, erst zu einem dichten, dann zu einem lockeren Knäuel = spirem um. Nunmehr bildet sich zwischen den beiden Polkörperchen, welche an die beiden Pole der

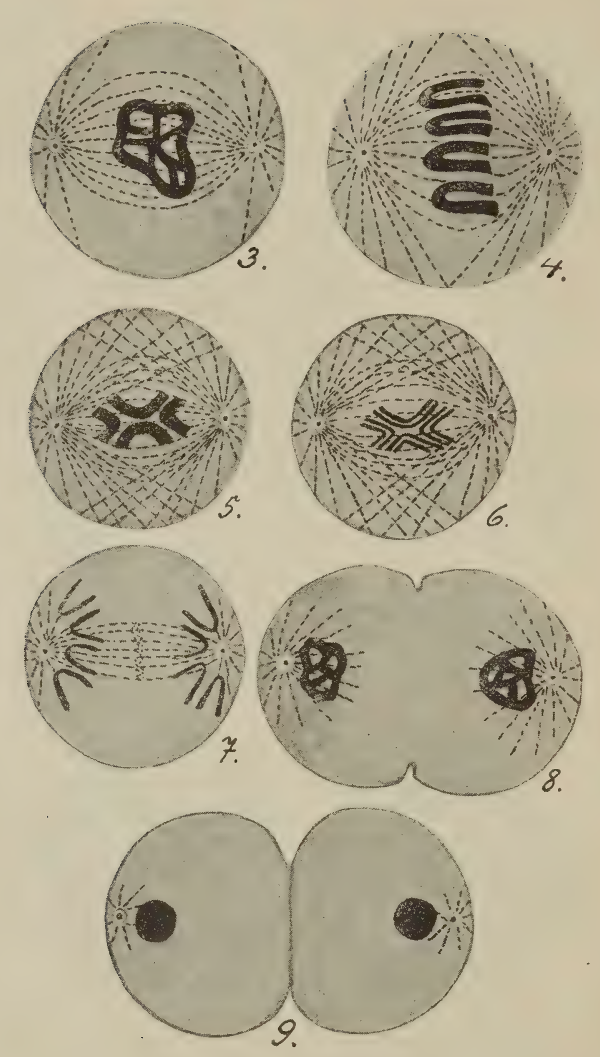


Fig. 11. **Die indirekte Zellteilung:**

3. Bildung der Spindelfigur.
4. Der Kern teilt sich in Chromosomen.
5. Mutterstern. Die Strahlenfigur des Protoplasmas erfüllt die ganze Zelle.
6. Längsteilung der Chromosomen (Tochtersegmente) Tochterstern.
7. Metakinese = Auseinanderrücken der Segmente.
8. Einschnürung des Protoplasmas. Es bilden sich zwei gesonderte Zellen.
9. Bildung des ruhenden Kerns in diesen Zellen.

Zelle getreten sind, die sog. achromatische oder Kernspindel aus. Die Schleifenstücke des Knäuels = Chromosomen ordnen sich im Aequator dieser Spindel zu einer sternförmigen Figur an = Monaster oder Mutterstern. Die Umbiegungsstellen der Chromosomen sind nach der Axe zu gerichtet. Jetzt teilen sich die Chromosomen der Länge nach, die Fäden der Kernspindel verkürzen sich und ziehen je einen der beiden Tochtersterne (Dyaster) nach dem Pol zu. Die Tochtersterne bilden sich zu je einem Kern um, aus dem Polkörperchen wird das neue Centrosoma. Das Protoplasma teilt sich ebenfalls und so sind zwei neue Zellen fertig gebildet. Die Dauer der Mitose beträgt $^1/_2$ Stunde, bei Amphibien währt sie dagegen stundenlang.

4. Entwicklung des Epithels.

An der Bildung des Epithels beteiligen sich alle drei Keimblätter. Das Ektoderm ist die hauptsächlichste Quelle des Epithelgewebes, doch kommt für den Urogenitalapparat und die serösen Körperhöhlen das Mesoderm, für Darmkanal und Leber das Entoderm in Betracht. Die erste Anlage des Epithels ist eine einfache Zellschicht, welche sich durch mitotische fortgesetzte Teilungen weiter zum mehrschichtigen Epithel entwickelt. Die Verhornung betrifft besonders solche Epithelien, welche mit der äusseren Luft in Berührung kommen. Pigmentkörner, welche in den tieferen Lagen des Epithels ihren Sitz haben, werden wahrscheinlich von den Leukocyten importiert, welche ihrerseits den Farbstoff dem Blute entziehen. Andere Umwandlungen finden wir z. B. im Darm, wo aus dem ursprünglichen Plattenepithel ein Zylinderepithel wird und wo sich ferner durch schleimige Metamorphose die Becherzellen entwickeln. Desgleichen findet sich im Oesophagus ursprünglich Flimmerepithel, welches sich im Laufe der Entwicklung zu Pflasterepithel umbildet.

Die **Regeneration** des Epithels erfolgt nicht, wie man früher annahm, vom Bindegewebe aus, sondern stets von dem noch vorhandenen Epithelgewebe.

5. Entwicklung des Bindegewebes.

Alle Bindesubstanzen nehmen ihren Ausgang vom Mesoderm. Ihre erste Anlage ist das embryonale Zellengewebe, aus rundlich polygonalen Zellen bestehend. Die Grundsubstanz bildet sich erst später als ein Produkt dieser Zellen. Die Nährsäfte

durchfliessen die Grundsubstanz. Ist letztere weich, so wird sie vom Nährstrom durchtränkt, ist sie hart, so finden sich als besondere Wege für die Nährflüssigkeit die sogenannten »Saftlücken«. Die Frage nach der Entstehung der Fasern ist noch nicht geklärt. Die einen halten sie für zelluläre (Schwann, Lebert, Robin), die andern für intrazelluläre Bildungen (Virchow, Merkel, Ebner). Die elastischen Fasern entstehen nach O. Hertwig aus der oberflächlichen Schicht des Zellprotoplasmas.

6. Entwicklung und Wachstum der Knochen und des Knorpels.

Knochensubstanz entwickelt sich entweder aus hyalinem Knorpel oder aus Bindegewebe. Demnach gibt es

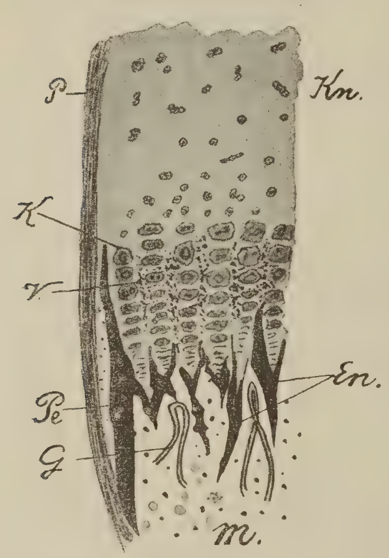


Fig. 12.
Ossifikationsgrenze eines Röhrenknochens.
P. = Periost.
Kn. = Knorpel.
K. = Knorpelzellen, blasig, zu Säulen angeordnet, dazwischen.
V. = Verkalkte Knorpelgrundsubstanz.
Pe. = Periostal gebildeter Knochen.
En. = Enchondral gebildeter Knochen.
G. = Gefässschlinge.
M. = Markraum.

1. knorpelig angelegte = primäre Knochen (Wirbelsäule, Extremitäten u. a.),
2. Bindegewebsknochen = sekundäre Knochen (Schädeldach, Seitenteile des Schädels, Gesichtsknochen).

Wir betrachten zunächst die **Entwicklung der knorplig angelegten Knochen.** Dieselbe erfolgt gewöhnlich neoplastisch, d. h. es wird Knorpel zerstört und Knochensubstanz an dessen Stelle gesetzt. (Gegensatz: metaplastisch = Umwandlung des Knorpels in Knochen, selten.) Es spielen sich dabei zwei Vorgänge gleichzeitig ab

a) enchondrale Ossifikation, vom Innern des Knorpels aus,
b) perichondrale Ossifikation, geht auf dem Knorpel vor sich.

a) Die **enchondrale Ossifikation** beginnt mit der Bildung des Ossifikations- oder Verkalkungspunktes. Derselbe entsteht durch Einlagerung von Kalksalzen in die Knorpelgrundsubstanz. An der Oberfläche des Verkalkungspunktes bildet sich hierauf

das osteogene Gewebe (= junge Zellen und Blutgefässe), welches zapfenförmig in die Knorpelgrundsubstanz eindringt und diese, sowie die Knorpelzellen, zum Zerfall bringt. Auf diese Weise entsteht im Knorpel der primordiale Markraum, angefüllt mit Blutgefässen und Zellen. Letztere heissen jetzt Knorpelmarkzellen. In den Markraum ragen stets noch zackenförmig Balken verkalkter Knorpelgrundsubstanz hinein. Die Knorpelmarkzellen modifizieren sich nunmehr in dreifacher Weise: Ein Teil von ihnen wird zu Knochenmarkzellen, ein anderer zu Fettzellen, ein dritter zu Osteoblasten (= Knochenbildner). Diese bekleiden die verkalkten, in den Markraum ragenden Knorpelbalken wie eine Tapete und so entstehen aus jenen Knochenbalken, welche die spongiöse Knochensubstanz bilden. Es leuchtet ein, dass solche enchondral gebildete Knochen stets Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz einschliessen müssen.

b) Die **perichondrale Ossifikation** wird ebenfalls durch Osteoblasten bewirkt, welche hier Knochensubstanz auf der Oberfläche des Knorpels erzeugen. Diese Ablagerung erfolgt schichtweise, appositionell.

Die **Entwicklung der Bindegewebsknochen** beginnt damit, dass einzelne Bündel des Bindegewebes verkalken und so zu Knochenbälkchen werden. Auf diesem ordnen sich die Bindegewebszellen zu einer Schicht an und wandeln sich in Osteoblasten um.

Das **Wachstum** der Knochen erfolgt bei den **Röhrenknochen** in der Weise, dass erst die Diaphyse und dann die beiden Epiphysen verknöchern. Das Längenwachstum geht von der Epiphysenfuge (oder Intermediärknorpel) aus, d. i. eine zwischen Epiphyse und Diaphyse zunächst noch persistierende Knorpelzone, welche erst nach vollständigem Abschluss des Längenwachstums ossifiziert. **Kurze Knochen** ossifizieren erst enchondral, dann perichondral; die **platten Knochen** umgekehrt, also erst perichondral, darauf enchondral.

Knochenresorption: Solange der Knochen wächst, läuft neben der Ossification ein zweiter, entgegengesetzter Vorgang, die **Resorption** einher. Sie bewirkt die Ausbildung der Markhöhle des Röhrenknochens und verleiht allen Knochen die ihnen eigentümliche Gestalt. Auch die canaliculi Haversi der substantia compacta entstehen durch Resorptionsprozesse. Letztere erfolgen durch besondere Zellen, Osteoklasten oder Myeloplaxen. Es sind mehrkernige

»Riesenzellen«, welche in eigenartigen Vertiefungen der fertiggebildeten Knochensubstanz liegen. Man bezeichnet diese Vertiefungen als Howship'sche Lakunen. Zum Schlusse sei der Uebersicht halber die Reihenfolge der Ossifikationsprozesse nochmals zusammengestellt:

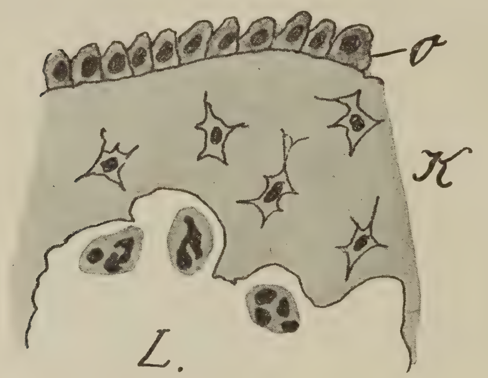


Fig. 13.
Knochenresorption.
O. = Osteoblasten.
K. = Knochensubstanz.
L. = Howship'sche Lakune, in demselben, dem Knochen anliegend, 3 Riesenzellen (Osteoklasten).

A. Knochenbildung.

I. **Auf knorpliger Grundlage** (primäre Knochen).
  a) enchondrale Ossifikation.
    1. Verkalkungspunkt.
    2. osteogenes Gewebe.
    3. primordialer Markraum.
    4. Differenzierung der Knorpelmarkzellen.
    5. Bildung von Knochensubstanz durch die Osteoblasten.
  b) perichondrale Ossifikation durch Anlage von Osteoblasten auf der Knorpelsubstanz.

II. **Auf bindegewebiger Grundlage** (sekundäre Knochen).

B. Knochenresorption

durch Osteoklasten.

Man bemerke: Knochen **wächst** (im Gegensatz zum Knorpel) nie interstitiell, sondern stets appositionell.

Im übrigen vgl. auch Schwartzenberger, S. 23 ff.

Knorpelgewebe: Der embryonale Knorpel besteht nur aus Zellen, deren Membranen — die späteren Knorpelkapseln — die Grundsubstanz ausscheiden. Im weiteren Verlauf unterscheidet man:

a) interstitielles Wachstum. Es erfolgt durch endogene Vermehrung der Zellen und Ausscheidung neuer Grundsubstanz.

b) appositionelles Wachstum, wobei aus dem Perichondrium neue Schichten von Knorpel entstehen. Die perichondralen Bindegewebsfibrillen werden zur Knorpelgrundsubstanz, während die Bindegewebszellen sich zu Knorpelzellen umbilden.

7. Entstehung des Blutes und der Blutgefässe.

Ueber die Entstehung des Blutes sind die Ansichten noch keineswegs geklärt. Erwiesen ist aber, dass das erste Blut in der area opaca oder vasculosa in den sogenannten Blutinseln auftritt. Dies sind Häufchen kernhaltiger Zellen, von denen die inneren rund, die äusseren spindelförmig sind. Die Blutinseln anastomosieren miteinander. Zugleich mit ihrer Entstehung treten die ersten Gefässwandungen auf, welche durch Verschmelzung von Zellen entstehen. Mit der Entstehung der ersten Gefässe entwickeln sich auch die ersten Blutkörperchen, über deren Herkunft die Ansichten auseinandergehen. Nach Köllicker und Remak entstammen sie dem Mesoderm, nach Kuppfer dem Entoderm. Ferner ist strittig, ob Erythrocyten und Leukocyten eine gemeinsame Stammform haben, oder ob sie aus besonderen Stammformen hervorgehen. Sicher ist, dass das Blut ursprünglich noch gar keine Leukocyten hat, sondern dass diese erst nach Ausbildung der Lymphdrüsen im Blut auftreten. Als Vorstufe der roten Blutkörperchen gelten die Erythroblasten = kernhaltige Zellen, welche später ihren Kern verlieren und Haemoglobin erzeugen (Löwit). Als Brutstätten der Erythrocyten sind für den Embryo das rote Knochenmark, die Milz und die Leber nachgewiesen. Da aber fortwährend Erythrocyten in der Leber zu Grunde gehen, müssen sie fortwährend durch neue ersetzt werden. Beim Erwachsenen erfolgt diese Regeneration zweifellos im roten Knochenmark. Ob die Leukocyten, wie Kuppfer behauptet, wirklich den gleichen Ursprung wie die Erythrocyten haben und weiter nichts sind als Blutkörperchen, welche auf embryonaler Entwicklungsstufe stehen geblieben sind, bleibe dahin gestellt. Neuerdings neigt man der Ansicht zu, dass sie aus besonderen Zellen = Leukoblasten hervorgehen. Ihre Regeneration im postembryonalen Leben erfolgt, wie Flemming mit Sicherheit festgestellt hat, in den Keimzentren der Lymphdrüsen.

Blutgefässe: Ueber den Ursprung der Capillaren, aus welchen sich die übrigen Gefässe durch Auflagerung der entsprechenden Schichten (von aussen her) entwickeln, herrschen zur Zeit noch

verschiedene Theorien. Nach Köllicker sollen bei der Vascularisation eines Gebietes die festen Bindegewebszellen unter Verlust von Protoplasma und Kern zu Gefässröhren umgebildet werden. Nach Ranvier soll die Bildung der Capillargefässe auf sogenannte »vasoformative Zellen« zurückzuführen sein. Dieselben sind im Netz junger Kaninchen beobachtet worden. Sie sind langgestreckte Zellen, in deren Protoplasma ausser einem stäbchenförmigen Kern auch noch Erythrocyten angetroffen werden, so dass diese vasoformativen Zellen gleichzeitig als Bildungsstätten der roten Blutkörperchen erscheinen. Von den gefässbildenden Zellen gehen Protoplasmafortsätze aus, welche sich an das schon vorhandene Gefässnetz anschliessen. In ähnlicher Weise ist von Golubow die Sprossung von Capillaren im Froschlarvenschwanz nachgewiesen worden. Die aus den schon vorhandenen Capillaren hervorgetriebenen Sprossen sind anfangs solid, verästeln sich mit benachbarten Sprossen und werden dann unter Schwund des Protoplasmas hohl.

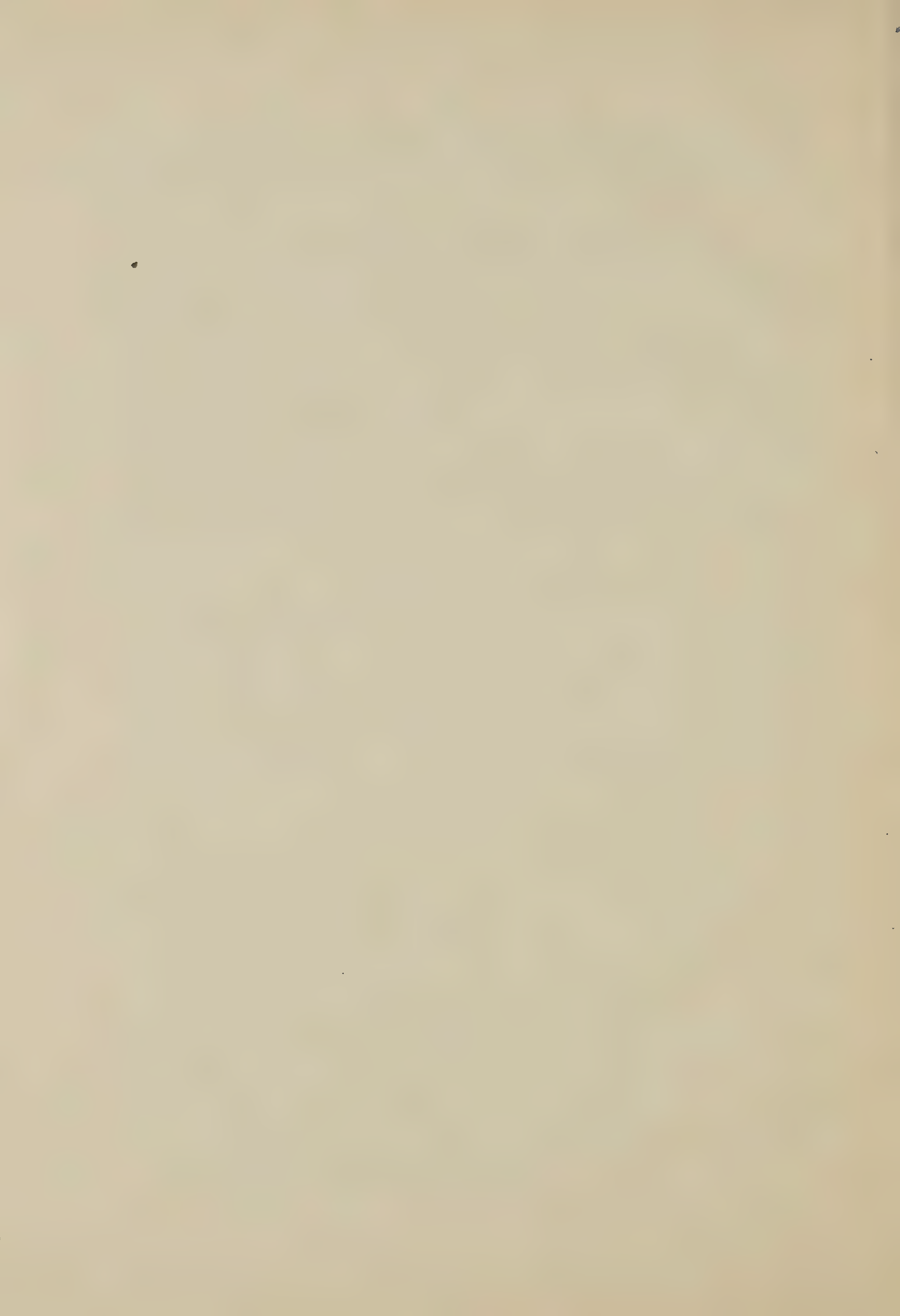
8. Entwicklung des Muskelgewebes.

Die Muskeln nehmen ihren Ursprung von den Urwirbeln, sind also mesodermaler Abstammung. Es bilden sich zunächst gewisse Zellen aus = Myoblasten, welche die gemeinsame Stammform für glatte und quergestreifte Muskulatur bilden. Bei der ersteren werden die membranlosen Zellen spindelförmig, das Protoplasma differenziert sich in fibrilläre Substanz und homogenes Sarkoplasma. Die quergestreifte Muskelfaser entwickelt sich, wie heute allgemein angenommen wird, ebenfalls aus nur einer einzigen Zelle, deren Protoplasma in die Länge wächst, ohne sich zu teilen, während der Zellkern fortgesetzter Teilung unterliegt. Durch Differenzierung des Protoplasmas treten zunächst an der Peripherie Fibrillen auf, während der zentrale Rest aus körnigem Protoplasma und zahlreichen Kernen besteht. Später gewinnen die Fibrillen das Uebergewicht über das restierende Protoplasma, welches zum Sarkoplasma wird. Das Sarkolemm entwickelt sich ganz zuletzt und ist entweder ein Ausscheidungsprodukt der Faser oder eine appositionelle Auflagerung vom umgebenden Bindegewebe her. Das Wachstum der Muskelfasern erfolgt durch Hypertrophie und Längsspaltung. Im ersteren Falle ändert sich also der numerus der Fasern nicht, im letzteren wird er vermehrt. Ehe die Faser sich in die Länge spaltet, ordnen sich die Kerne in 2—4 Längsreihen an (Weismann). Die Regeneration der Muskelfasern

geht vom Sarkoplasma aus, von welchem sich Keime abspalten, welche später durch Differenzierung die quergestreiften Fibrillen bekommen.

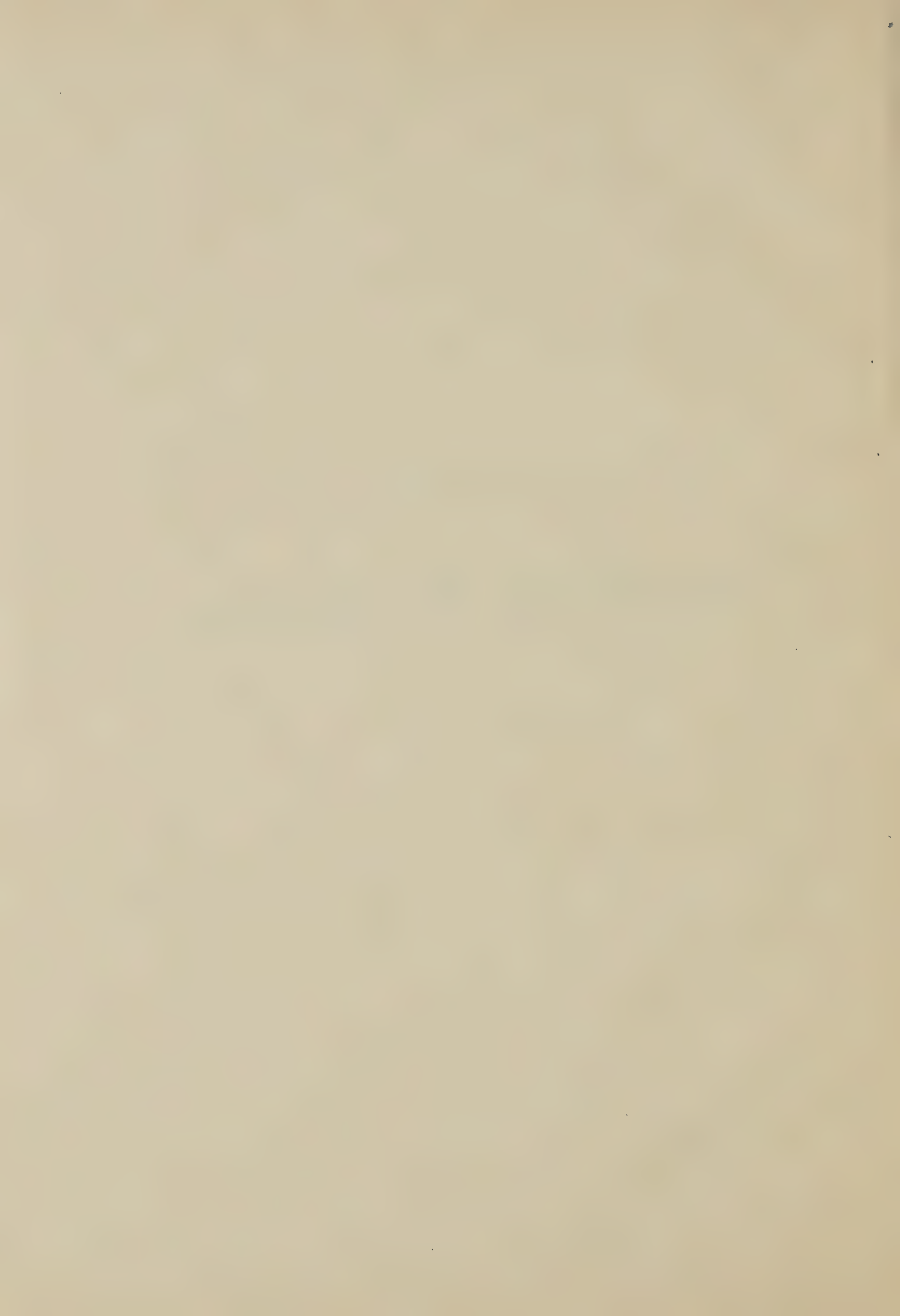
9. Entwicklung des Nervengewebes.

Das Nervengewebe entstammt dem Ektoderm. Aus diesem entwickelt sich zunächst das Zentralnervensystem. Die Ganglienzellen erscheinen zuerst am dorsalen Verschluss des Medullarrohres, aus dem sie sich durch Auswachsung bilden. Sie scheinen anfangs apolar zu sein und erst später ihre Fortsätze zu erhalten. Die unipolaren Zellen entwickeln sich stets aus bipolaren durch Verschmelzung der Fortsätze. Die Nervenfasern entstehen durch Verwachsung reihenförmig angeordneter Zellen. Die Stellen, wo sie zusammenwachsen, bilden später die Ranvier'schen Einschnürungen (Balfour). Nach anderen (His, Köllicker) entstehen sie als Auswüchse der Ganglienzellen. Jedenfalls sind sämtliche Nervenfasern ursprünglich marklos. Die Markscheide bildet sich erst später. Nach einigen (Ranvier u. a.) soll das Myelin im Protoplasma gewisser Bindegewebszellen, denen auch die Schwann'sche Scheide entstammen soll, sich ganz ähnlich wie das Fett (d. h. intracellulär) bilden. Andere (Key und Retzius, Köllicker) glauben, dass die Bildung der Markscheide vom Axenzylinder ausgeht, wieder andere (Boll) sehen im Myelin eine dem Blute entstammende und von den Leukocyten transportierte Substanz. Die Neuroglia geht ebenfalls aus dem Zentralnervensystem hervor.



II. Teil:

Entwicklung des Skelettes.



10. Entwicklung der Wirbelsäule.

Vom Mesoderm schnürt sich jederseits die Muskelplatte ab, welche sich in metamere (hinter einander liegende) Segmente teilt = Urwirbel — oder besser Ursegmente. Diese entsprechen jedoch nicht den späteren Wirbeln. Ventral von ihnen entsteht die Chorda dorsalis (zellenreiches Gewebe ohne Interzellularsubstanz, von blasigem Charakter), welche ihren Ursprung aus dem Entoderm nimmt. Sie persistiert beim Amphioxus lanceolatus als Axenskelett, bei höheren Tieren und beim Menschen bildet sie sich zurück (Nuclei pulposi der Intervertebralscheiben) und wird hier durch die Wirbelsäule ersetzt. Diese entwickelt sich aus einem Zellgewebe, welches von dem Mesenchym- oder Bindegewebskeim (= mesodermale Zellanlage zwischen den Keimblättern)

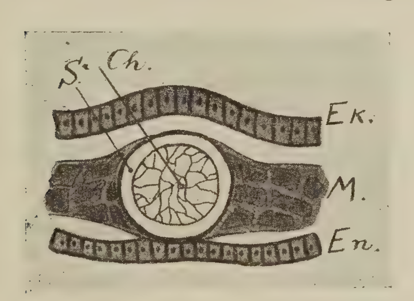


Fig. 14.

Entwickelung der Wirbelsäule.

Ch. = Chorda,
S. = Chorda-Scheide,
M. = Muskelplatte,
Ek. = Ektoderm,
En. = Entoderm.

ausgeht und zwischen Muskelplatte und Chorda dorsalis hineinwuchert. Diese Anlage wird zu einer bindegewebigen Scheide = Chordascheide, = häutige Wirbelsäule, welche ventral die Chorda dorsalis, dorsal aber das Medullarrohr einhüllt. Indem diese Scheide teilweise verknorpelt, tritt eine metamere Gliederung ein. Die Knorpelstücke werden zu Wirbeln, die zwischen den Knorpeln liegenden bindegewebigen Teile zu Zwischenwirbelscheiben. Es sind also nunmehr zwei metamere Gliederungen vorhanden, die dorsale gehört der Muskelplatte, die ventrale der häutigen Wirbelsäule an. Die zu beiden gehörigen Segmente entsprechen einander

nicht, sondern liegen alternierend hintereinander. Die Ursegmente, welche später zu den Rückenmuskeln werden, liegen also immer hinter je zwei benachbarten Wirbelsegmenten. Aus den ventralen (unmittelbar an der Chorda gelegenen) Teilen der häutigen Wirbelsäule werden die Wirbelkörper, aus den dorsalen die Wirbelbögen. Die Chorda selbst wird mit dem Beginn der Knorpelbildung in ihrer Entwicklung gehemmt und bis auf die Nuclei pulposi resorbiert. Der Vorläufer der Wirbelsäule ist also nicht die Chorda selbst, sondern die bindegewebige Chordascheide oder — wie wir sie genannt haben — häutige Wirbelsäule. In den knorpeligen Wirbeln treten drei Knochenkerne auf, einer im Körper, zwei im Wirbelbogen (in den Enden des Bogens, welche an den Körper stossen).

Die Rippen entwickeln sich aus bindegewebigen Scheidewänden zwischen den Muskelsegmenten (Urwirbeln). Die Verknöcherung beginnt am vertebralen Ende und schreitet nach dem sternalen Ende zu. Indem die beiderseitigen Rippen sich entgegenwachsen, treffen sie in einer Knorpelleiste zusammen, welche zum sternum wird. Alle Urwirbel bilden zunächst Rippen. Indessen wachsen nur die Brustwirbelrippen aus, während die übrigen sich zurückbilden und an den Halswirbeln zu den tubercula antica (s. processus costales) der Querfortsätze, an den Lendenwirbeln aber zu den processus accessorii werden.

11. Entwicklung des Schädels.

Die erste Anlage des Schädels ist eine bindegewebige, das Gehirn einhüllende Kapsel. Bei den Selachii (Urfischen, Haifischen, Rochen) geht dieses Bindegewebe in Knorpel über und es bildet sich so eine unsegmentierte Knorpelkapsel = Primordialcranium. Diese Verknorpelung geht von paarigen Knorpelstreifen aus, welche als »Parachordalknorpel« im chordalen (d. h. dem der chorda dorsalis zugewandten) Ende, als »Praechordalknorpel« im praechordalen Abschnitt der Bindegewebskapsel angelegt wurden. Bei höheren Wirbeltieren und beim Menschen verknorpelt nur der basale Abschnitt der Kapsel, während der dorsale bindegewebig bleibt. Der spätere Gesichtsschädel und die Knochen des Schädeldaches ossifizieren direkt, der basale Teil wird erst knorpelig und bildet sich dann in Knochen um. Knochen, die sich aus Knorpel entwickeln = primäre, Bindegewebsknochen (Deckknochen, Belegknochen) = sekundäre. Zu den ersteren gehören

das basilare des Occiput und die Kapseln der Sinnesorgane (Siebbeinplatte, Keilbeinflügel, Felsenbeinpyramide). Zu den letzteren die übrigen Schädelknochen (Gesichtsschädel, Scheitelbein, Stirnbein u. s. w.).

Zu dem knorpeligen Primordialcranium gehören auch noch die drei paarig angelegten Schlundbogenknorpel, die sich aus dem Bindegewebe der ersten drei Schlundbögen entwickeln (vergl. unter Nr. 13 »Entwicklung der Mundhöhle«). Der erste Schlundbogenknorpel wird bei den Selachiern zum Unterkiefer, beim Menschen gliedert er sich in einen dorsalen Abschnitt (wird zum Amboss) und in einen ventralen (wird zum Hammer, dessen langer Fortsatz sich in den »Meckel'schen Knorpel« fortsetzt). Folglich ist das Kiefergelenk der Selachier dem menschlichen Hammer-Ambosgelenk analog. Der zweite Schlundbogenknorpel = Zungenbeinbogen entwickelt die Schenkel des Steigbügels (die Platte bildet sich erst aus dem umgebenden Bindegewebe), den processus styloideus, die ligg. stylohyoidea und die kleinen Hörner des Zungenbeins. Der dritte Schlundbogenknorpel bildet die grossen Zungenbeinhörner, welche durch ein unpaares Knorpelstück (späteres corpus) verbunden sind.

Das **Stirnbein** ist ein Belegknochen, der ursprünglich paarig angelegt wird und erst später verschmilzt. Die Verwachsungsstelle entspricht der späteren crista frontalis externa.

Die **Scheitelbeine** sind Belegknochen. Die Ossifikationspunkte sind die tubera parietalia.

Das **os occipitale** ist zum Teil knorpelig, zum Teil bindegewebig praeformiert. Dem knorpligen Primordialcranium gehören die unmittelbar um das foramen magnum liegenden Teile an, also pars basilaris, partes condyloideae und der untere Teil der Schuppe. Der Rest der letzteren (= interparietale) ist Belegknochen.

Vom **Schläfenbein** gehören Pyramide und pars mastoidea dem knorpligen Primordialcranium an. Aus der Bindegewebskapsel entwickelt sich die Schuppe und der annulus tympanicus, welcher sich zwischen Schuppe und Warzenteil legt. Später schliesst sich der Ring völlig und bildet so die pars tympanica, welche mit der Pyramide verschmilzt. Der processus styloideus entwickelt sich aus dem Knorpel des zweiten Schlundbogens (Zungenbeinbogen).

Der **Keilbeinkörper** gehört zur sogenannten Ethmoidalregion des Primordialcraniums, welche das Geruchsorgan einschliesst,

entwickelt sich also auf knorpliger Grundlage. Die Orbitalflügel, welche zur Augenkapsel des Primordialcraniums gehören, sind nach dem bekannten Gesetz ebenfalls Primordialknochen. Auch die grossen Keilbeinflügel, welche vom Körper herauswachsen, sind primär. Aus den Temporalflügeln wächst die lamina lateralis processus pterygoidei nach abwärts (also ebenfalls knorplig angelegt), während die lamina medialis aus dem Bindegewebe der Rachenwand hervorgeht, mithin also ein Deckknochen ist.

Nach dem Gesetz, dass die Kapseln der Sinnesorgane dem knorpligen Primordialcranium angehören, sind **Siebbein** und **os turbinatum** (als Teile der Kapsel des Geruchsorganes) primäre = knorpelig angelegte Knochen. **Jochbein, Gaumenbein** und **vomer** sind dagegen bindegewebige Belegknochen. Letzterer ist ursprünglich paarig zu beiden Seiten der primären knorpeligen Nasenscheidewand angelegt. Indem diese aber allmählich zu Grunde geht, verschmelzen die beiden Vomerplatten.

Tränenbein und **Nasenbein** sind Belegknochen. Sie gehen aus der Schleimhaut der Nasenkapsel hervor.

Der **Oberkiefer** ist ein Belegknochen und besteht ursprünglich aus Oberkieferknochen und Zwischenkiefer, welcher anfangs ebenfalls paarig angelegt und durch die sutura incisiva getrennt ist. Diese schliesst sich später. Auch die sutura palatina longitudinalis ist anfänglich offen. Bleibt der Verschluss aus, so bildet sich der Wolfsrachen (Gaumenspalte).

Der **Unterkiefer** ist ein Belegknochen, welcher durch Ossification des den Meckelschen Knorpel umgebenden Bindegewebes entsteht. Der letztere ist ein Ueberrest des ersten Schlundbogenknorpels und die unmittelbare Fortsetzung des langen Hammerfortsatzes. Während das umgebende Bindegewebe ossificiert, schwindet der Meckelsche Knorpel bis auf einen kleinen Rest, welcher mit dem Hammer in Verbindung bleibt und mit dem Unterkiefer verschmilzt. Dieser wird also paarig angelegt und verwächst dann an einer Stelle, welche der spina mentalis entspricht. Das Kiefergelenk ist ursprünglich (wie bei den Selachii) das Hammer-Ambosgelenk. Später schnürt sich aber der Meckelsche Knorpel vom Hammer ab und sucht sich eine neue Gelenkfläche, die er in der Schläfenbeinschuppe findet. Die Abschnürung erfolgt in der Weise, dass sich der Knorpel an einer Stelle zu Bindegewebe umbildet. Der so entstehende bindegewebige Strang persistiert als lig. mallei anterius und innere Lage des lig. laterale internum.

Das **Zungenbein** ist ein primärer (knorplig angelegter) Knochen. Die kleinen Hörner bilden sich — ebenso wie das lig. stylohyoideum — aus dem Knorpel des zweiten Schlundbogens (= Zungenbeinbogen), die grossen Hörner und der Körper aus dem dritten Schlundbogen.

12. Die Entwicklung des Extremitätenskelettes.

Der **Schultergürtel** bildet schon frühzeitig einen dorsalen Teil = scapula und einen ventralen Teil = processus coracoideus aus. Die clavicula, welche von allen primären Knochen am frühesten ossificiert, bildet sich aus dem umgebenden Bindegewebe.

Die **Extremitätenknochen** wachsen aus kleinen Höckern, welche sich an der Bauchseite des Embryo sehr früh entwickeln, hervor und differenzieren sich durch Gliederung. Anfangs liegen die Streckseiten der oberen sowohl als auch der unteren Extremitäten dorsal. Später drehen sich die letzteren so, dass ihre Streckseiten nach vorn (ventral) gelangen.

Im **Humerus** werden drei Knochenkerne angelegt. Der erste entwickelt sich (etwa in der achten Woche) in der Diaphyse, während die beiden andern etwas später in den Epiphysen auftreten. Ebenfalls in der achten Woche verknöchern die Diaphysen des **radius** und der **ulna**. Die Epiphysen bleiben zunächst knorpelig. Im zweiten bis fünften Lebensjahre entwickeln sich die Knochenkerne zunächst in den distalen, später in den proximalen Epiphysen. Die Ernährungsgefässe entwickeln sich an den Beugeseiten der proximalen Enden.

Ursprünglich liegt zwischen der proximalen und distalen Reihe der **Handwurzel** noch ein Knochen = os centrale. Er wird im Embryo zwar knorpelig angelegt, erfährt dann aber eine Rückbildung durch Resorption oder Verschmelzung mit dem os naviculare. Die Ossifikation der ursprünglich knorplig vorgebildeten Knochen ist hier nur eine enchondrale. Sie beginnt im ersten Lebensjahre im os capitatum. Im Laufe der folgenden (bis zum achten) Jahre verknöchern der Reihe nach os hamatum, triquetrum, lunatum, naviculare, multangulum minus und majus. Das pisiforme ossificiert erst im zwölften Lebensjahre. Die **metacarpalia** beginnen schon im neunten Monat zu ossificieren und zwar schreitet die Verknöcherung von den Diaphysen nach den Epiphysen zu, in denen die Knochenkerne um das dritte Jahr auftreten. Das Metacarpale des Daumens bildet

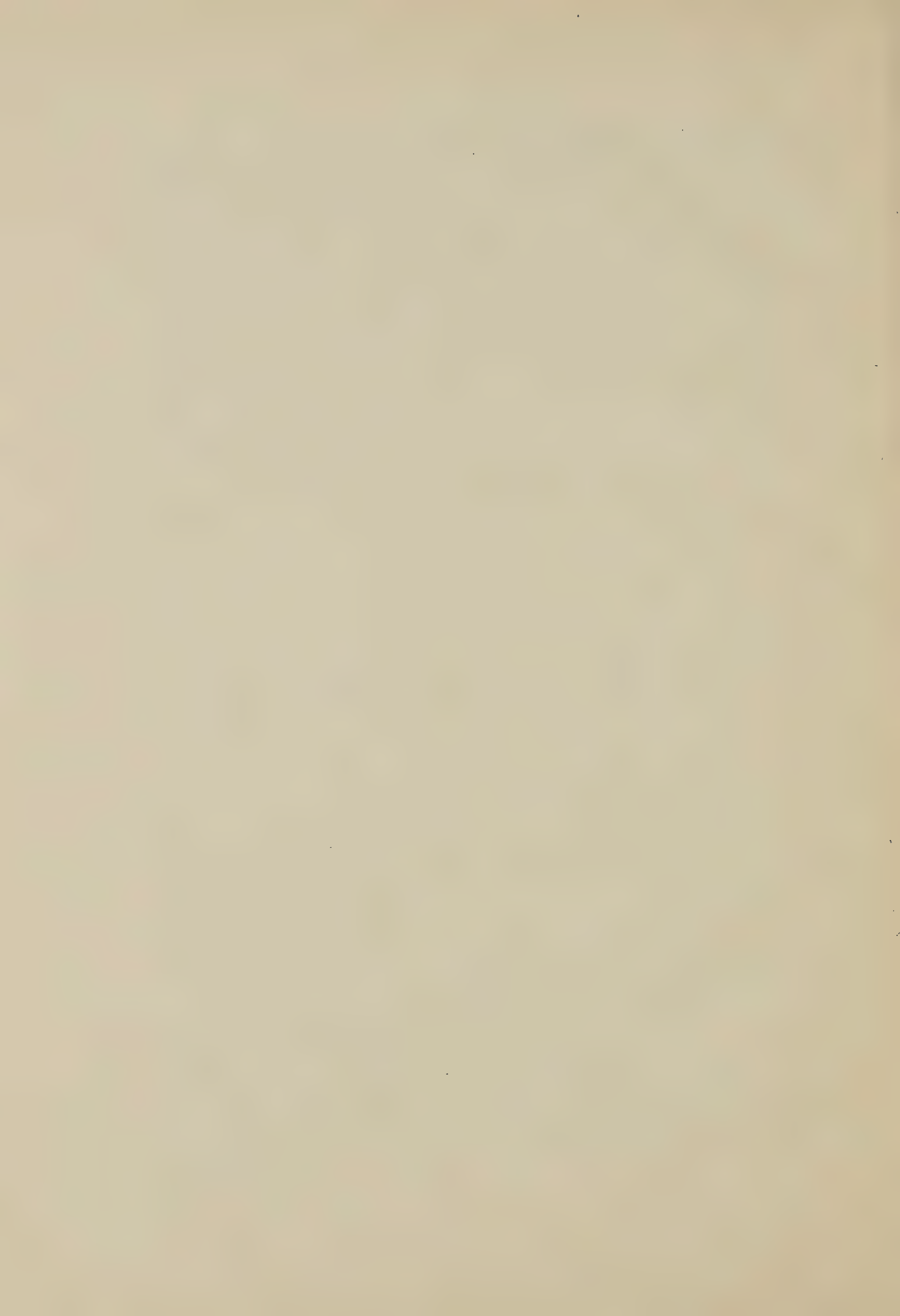
sich zur Grundphalanx um, so dass die persistierenden Daumenglieder dem Mittel- und Nagelglied entsprechen. Etwas vor der Mittelhand beginnen die **Phalangen** ihre Ossifikation. Dieselbe betrifft zuerst Grund- und Endphalanx, dann erst das Mittelglied.

Das **Becken** wird knorpelig angelegt und besteht noch bei der Geburt zum grossen Teil aus Knorpel. Die Verknöcherung beginnt zunächst perichondral am Darmbein und erstreckt sich alsdann auf die der Pfanne zunächst gelegenen Teile des os pubis und os ischii. Der vordere (untere) Beckenabschnitt ossificiert erst postembryonal durch Auftreten von Knochenkernen im tuber ossis ischii, im ramus superior ossis pubis und in der Peripherie des os ilium. Diese enchondrale Ossifikation ist erst zur Zeit der Pubertät beendet.

Die Diaphyse der knorpligen Anlage des **femur** beginnt in der 7. Woche ihre perichondrale Ossifikation. Die Epiphysen ossifizieren enchondral, aber erst später. In der distalen tritt der Knochenkern erst unmittelbar vor der Geburt auf, im proximalen caput gar erst im ersten Lebensjahr. Zur proximalen Epiphyse gehört nicht nur das caput, sondern auch noch collum und trochanter major. Beim Neugeborenen ist der Hals noch wenig ausgeprägt, so dass das femur dem humerus ähnelt. Das collum wächst erst im Laufe des weiteren Wachstumes des Kindes in die Länge. In den Epiphysen verknöchern zuerst die Condylen, dann das caput femoris (im ersten Lebensjahre). Der trochanter major ossificiert erst im 5., der minor etwa im 14. Lebensjahr. Selbstverständlich bekommen alle diese Abschnitte eigene Knochenkerne.

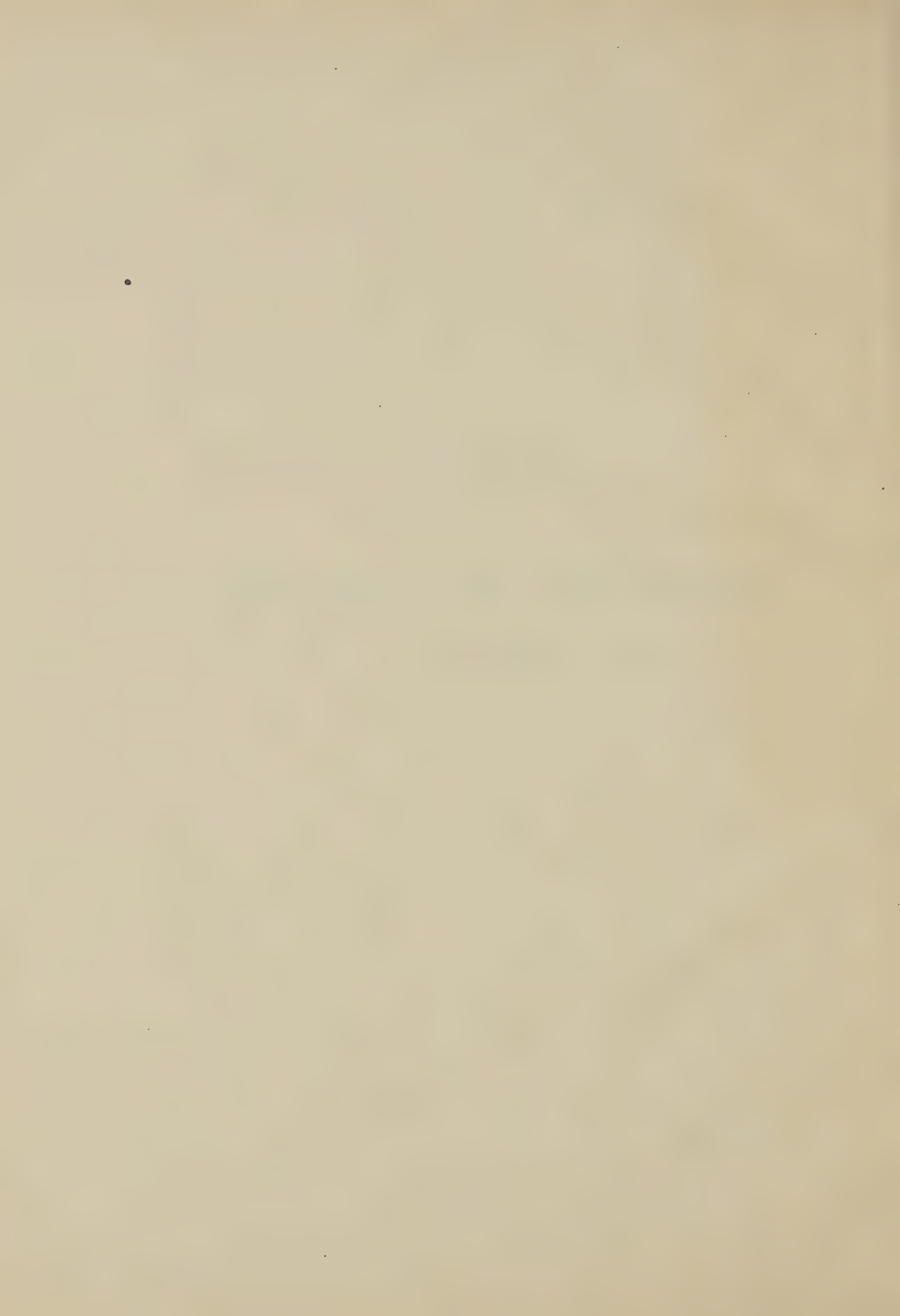
Die **tibia** entspricht dem radius, die **fibula** der ulna (sic!). Während nun aber der humerus eine Torsionsdrehung nach aussen beschreibt, so dass der ursprünglich medial angelegte radius auf die laterale Seite, die ulna aber nach der medialen Seite rückt, bleibt diese Torsion am femur aus. Es bleibt also die tibia an der Grosszehenseite, die fibula an der Seite der kleinen Zehe liegen. Die t i b i a ossificiert früher als die fibula. Die Ossifikation beginnt als eine perichondrale an der Diaphyse, während die Epiphysen enchondral verknöchern. Der Knochenkern tritt bei der tibia in der proximalen Epiphyse noch intrauterin auf, während er in der distalen Epiphyse erst im zweiten Lebensjahre erscheint. In der f i b u l a erscheinen die Knochenkerne der Epiphysen erst nach der Geburt, der proximale im zweiten, der distale im dritten bis sechsten Lebensjahr.

Der **Fuss** ist ein Analogon der Hand und zeigt dementsprechend auch eine analoge Entwicklung. Indessen entwickelt sich der tarsus mächtiger als der carpus, und die Phalangen erfahren gewisse Rückbildungen. Das os centrale bleibt im tarsus als os naviculare erhalten. Der talus ist ein Analogon des os naviculare + lunatum der Hand, der hintere Abschnitt des calcaneus entspricht dem os pisiforme. Die Keilbeine sind den distalen Handwurzelknochen analog. Die Abweichung der Lagebeziehungen zwischen den Knochen der Hand- und Fusswurzel wird verständlich, wenn man sich daran erinnert, dass die tibia dem radius, die fibula der ulna entspricht. Die Verkümmerung der Phalangen erklärt sich aus dem Funktionswechsel, welcher sich am Fuss beim Uebergang aus einem Greif- in ein Stützorgan vollzogen hat.



III. Teil:

Entwicklung der vegetativen Organe.



13. Die Entwicklung des Verdauungsschlauches.

Die **Mundhöhle** entwickelt sich dadurch, das das Ektoderm an der ventralen Seite des Embryo eine blinde Einstülpung = Mundbucht bildet. Um dieselbe legen sich 5 Wülste (Stirnfortsatz, 2 Oberkieferfortsätze, 2 Unterkieferfortsätze). Diese Einstülpung wächst dem blinden Ende des Darmes entgegen und verschmilzt mit ihm, worauf sich die Kommunikation durch Einreissen der trennenden Scheidewände herstellt.

Das Verständnis der Entwicklung der Mundhöhle setzt die Kenntnis der **Kiemenspalten** voraus. Es sind dies 4 Spalten, welche, hintereinander gelegen, die ventrale Wand des Vorderdarmes (in der Halsgegend) durchbrechen. Sie werden von den **Schlundbögen** begrenzt, deren man ebenfalls 4 unterscheidet. Von diesen ist der erste der »Kieferbogen«, der zweite der »Zungenbeinbogen« (vgl. auch S. 193). Die **Zunge** entsteht nun aus 3 Anlagen. Die vordere ist ein Wulst am Boden der Mundhöhle (diese ist durch Einbuchtung des Ektoderms an der ventralen Seite des Embryo entstanden), die beiden hintern sind zwei Höcker zwischen 2. und 3. Schlundbogen. Diese beiden bilden durch Verwachsung die Zungenwurzel (Verwachsungsstelle ist die V förmige Figur, welche die papillae circumvallatae bilden), während der vordere Wulst zum corpus linguae wird. Die **Speicheldrüsen** bilden sich als Ausstülpungen der Mundschleimhaut durch fortgesetzte Sprossung.

Das **Darmrohr** hat ursprünglich an allen Stellen ein gleichweites lumen und bildet erst später eine Erweiterung, die zum Magen wird. Es ist mit dem Dottergang (in der Nabelschnur) verbunden. Indem es nun wächst, bildet es eine Schlinge = Primitivschlinge, deren Konvexität am Nabel liegt. An ihr unterscheidet man einen oberen Ast = ramus descendens und einen unteren = ramus ascendens. Der letztere stülpt den Blinddarm aus und wächst dann derart in die Höhe, dass er über den ramus descendens hinweg steigt und zum Dickdarm wird. Als solcher nimmt er einen rahmenähnlichen Verlauf, welcher durch das colon descendens,

transversum und ascendens zu Stande kommt. Der ramus descendens bildet zahlreiche Schlingen und wird zum Dünndarm.

Der **Magen** ist ursprünglich eine Erweiterung des Darmrohrs. Seine lange Axe läuft der Längsaxe des Körpers parallel. Zu beiden Seiten verlaufen die nn. vagi. Später macht er zwei Drehungen durch:

1. um die Sagittalaxe, d. h. seine Längsaxe stellt sich quer,
2. um die Längsaxe, so zwar, dass die linke Seite nach vorn zu liegen kommt. Folglich liegt der linke Vagus von nun ab ventral (vorn).

Die **Leber** ist, ebenso wie das Pankreas, eine Ausstülpung des Duodenum, welches zunächst zwei Schläuche in das ventrale Mensenterium (= Bindegewebe zwischen ventraler Wand des Darmrohrs und vorderer Bauchwand) hineinsprossen lässt. Dieselben sind die ductus hepatici. Sie bilden durch fortgesetzte Verzweigungen = Leberschläuche zwei grosse tubulöse Drüsen. Indem sich aber die Leberschläuche bald gegenseitig durchflechten, entsteht eine netzförmige Anordnung derselben, wobei der tubulöse Charakter der Drüse verloren geht. Hierauf wuchern Bindegewebszüge in das Lebergewebe hinein und schälen die einzelnen Leberläppchen (acini s. lobuli) heraus. Die ductus hepatici verschmelzen zu einem ductus choledochus, welcher die Gallenblase ausstülpt. Da die Leber von allen fetalen Organen das sauerstoffreichste Blut (durch die venae umbilicales) erhält, erlangt sie beim Embryo eine gewaltige Grösse.

Die **Milz** entwickelt sich im Mesogastrium, in unmittelbarer Nähe des Magens. Die Zellen derselben entstammen nach der einen Ansicht dem Darmepithel, aus welchem sie als »Wanderzellen« in die Milz gelangen sollen. Nach anderer Annahme sollen sie nichts anderes als Mesenchymzellen vorstellen. Das **Pankreas** ist eine Ausstülpung der dorsalen Wand des Duodenums in das dorsale Mesenterium hinein. Seine Längsaxe ist zu allen Zeiten parallel der Längsaxe des Magens, sie vollführt also ebenfalls mit dem Magen eine Drehung aus der vertikalen in die quere Lage. Anfänglich intraperitoneal gelegen, rückt das pancreas später dorsalwärts und aus dem Bauchfellüberzuge heraus, so dass es beim Erwachsenen zu den Organen »extra peritoneum« gehört.

Das **Peritoneum** entwickelt sich aus dem Bindegewebe, welches zwischen vorderer Bauchwand und Darm als ventrales mesenterium und zwischen chorda dorsalis und Darm als dorsales

mesenterium gelegen ist. Das ventrale mesenterium macht alle Lageveränderungen der Eingeweide mit, das dorsale bildet die bursa omentalis auf folgende Weise: Die grosse Curvatur liegt ursprünglich hinten und ist durch das dorsale »mesogastrium« mit der chorda dorsalis verbunden. Indem sich die curvatura major quer nach unten einstellt, wird das mesogastrium dorsale dermassen auseinander gezerrt, dass eine Tasche = bursa omentalis entsteht, deren Blätter nach abwärts, wie eine Schürze, über die Eingeweide hinweg wachsen und so das omentum majus bilden.

14. Die Entwicklung der Zähne.

Vom Kieferrand wächst in der 7. Woche des embryonalen Lebens in das Bindegewebe eine aus Epithel bestehende Zahnleiste hinein. Von derselben schnüren sich Epithelsprosse ab, welche von Bindegewebswucherungen = Zahnpapillen ausgehöhlt werden. Der Epithelspross hat somit die Form einer Kappe angenommen, welche über die Zahnpapille gestülpt ist. Diese Kappe = Schmelzorgan. An der Konkavität der Kappe entwickeln sich Zylinderzellen, an der Konvexität Plattenepithelzellen. Die Kappenwand selbst wird zur sog. Schmelzpulpa, welche nach und nach völlig einschmilzt.

Das umgebende Bindegewebe bildet ein Zahnsäckchen, welches die ganze Anlage einhüllt. An der Peripherie der Papille treten nunmehr die Zahnsubstanz bildenden Odontoblasten auf, welche das Dentin abscheiden, während der zentrale Rest der Papille zur Pulpa wird. Die Zylinderzellen entwickeln sich zu Schmelzprismen, die Plattenzellen zur Schmelzcuticula. Das Zahnsäckchen wird an der Wurzel zum Zement, an der Krone wird es, wenn der Zahn das Kiefergewebe durchbricht, resorbiert.

15. Die Entwicklung des Atmungsapparates.

Der Respirationsapparat der Wirbeltiere entsteht als eine Ausstülpung des Darmes. Die trachea schnürt sich an der ventralen Seite des Vorderdarmes ab und bildet oben durch Verknorpelung den Kehlkopf. Der Schildknorpel ist ein Rudiment der beiden letzten Schlundbögen.

Die trachea treibt die bronchi als zwei Ausstülpungen heraus, welche durch fortgesetzte Sprossung und dichotomische Teilung die bronchioli und Alveolargänge erzeugen. Die Wand der letzteren stülpt sich bläschenförmig aus und wandelt ihr Flimmerepithel in das schon charakterisierte respiratorische Epithel um.

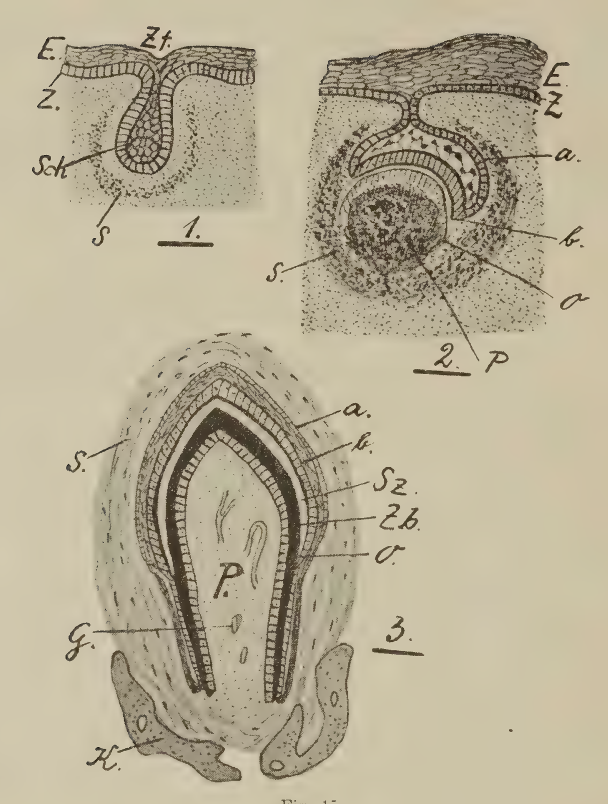


Fig. 15.

Stadien der Zahnentwickelung.

1. Zf. = Zahnfurche.
   E. = Epithel der Mundschleimhaut.
   Z. = in die Tiefe gewachsene Schicht von Epithelzellen.
   Sch. = Schmelzorgan.
   S. = erste Anlage des Zahnsäckchens.
2. a. = äusseres Epithel des Schmelzorgans.
   b. = inneres ,, ,, ,, (Schmelzepithel).
   Zwischen a. und b. liegt die Schmelzpulpa!
   O. = Odontoblasten.
   P. = Papille.

Uebrige Bezeichnungen wie bei 1.

3. Sz. = Schmelz.
   Zb. = Zahnbein.
   G. = Gef. der Pulpa.

K. = Knochenbälkchen des Kiefers.
Uebrige Bezeichnungen wie bei 1 und 2.

Die Schilddrüse entwickelt sich aus einer vorderen und zwei hinteren Ausstülpungen des Schlunddarmes (Vorderdarmes) und wird durch fortgesetzte Sprossung zu einer zusammengesetzten tubulösen Drüse, welche, wie alle Blutgefässdrüsen im embryonalen Zustande, einen Ausführungsgang = ductus thyreoglossus besitzt. Derselbe bildet sich zurück und persistiert rudimentär als foramen caecum linguae. Die thymus entsteht zunächst paarig durch Wucherung des Epithels der beiden letzten Schlundbögen. Die Hassal'schen Körperchen sind wahrscheinlich die Reste dieser epithelialen Anlage, welche im Laufe der Entwickelung durch lymphatisches Gewebe ersetzt wird. Zur Zeit der Pubertät wird dann das lymphatische Gewebe wiederum verwandelt, indem es fettig degeneriert. Es treten also an der thymus hintereinander dreierlei Gewebe auf, nämlich Epithel, lymphatisches Gewebe und Fett.

16. Die Entwicklung des Herzens.

Das **Herz** entsteht als ein kontraktiler, unmittelbar unter dem Kopf des Embryo gelegener, Schlauch, welcher vorn und hinten mit dem Gefässsystem kommuniziert. Sein hinterer Abschnitt steht mit dem Venensystem in Verbindung, sein vorderer setzt sich in die beiden Aortenbögen fort. Indem der Schlauch in die Länge wächst, reicht der für ihn vorhandene Raum nicht mehr aus, und es bildet sich eine Schlinge derart, dass der venöse Herzabschnitt dorsal, der arterielle ventral zu liegen kommt. Man bezeichnet jetzt den venösen Teil als atrium, den arteriellen als Ventrikel. Die Stelle, welche beide Abschnitte verbindet, ist eingeschnürt durch eine ringförmige Furche. Aus der ventralen Kammer geht als Verlängerung des Herzschlauches der bulbus arteriosus hervor, welcher, nach aufwärts gerichtet, sich in die Arterien fortsetzt. Dieser Zustand persistiert bei den Fischen. Bei den Amphibien tritt im atrium eine Scheidewand auf, zu der bei den höheren Wirbeltieren noch ein septum im ventriculus kommt, so dass hier vier Abschnitte vorhanden sind. Beim Menschen entwickelt sich die einfache Herzanlage (atrium, ventriculus, bulbus arteriosus) in der Weise weiter, dass sich das lumen des atriums, nach Ausstülpung der Herzohren, verengert und nunmehr eine Scheidewand (septum atriorum) entsteht, welche zunächst noch eine Oeffnung = foramen ovale besitzt. Das letztere bekommt im Verlaufe weiterer Ausbildung eine Klappe = valvula foraminis ovalis, welche sich bei der Geburt fest an das foramen legt und dieses schliesst.

Hierdurch entsteht die fossa ovalis und der limbus fossae ovalis (= Rand der ehemaligen Klappe). Gleichzeitig, oder noch etwas vorher, bildet sich ein septum in der Kammer, welche sich nach beiden Enden des Kammerschlauches hin fortsetzt, d. h. sowohl in die enge Kommunikationsstelle zwischen Kammer und Ventrikel als auch in den bulbus arteriosus hineingeht. An der ersteren entstehen dadurch zwei ostia atrioventricularia, während der bulbus arteriosus in 2 Fächer geschieden wird, von denen der eine (vordere) mit der rechten, der andere (hintere) mit dem linken Ventrikel kommuniziert. Aus diesem führt das Blut in die Aorta, aus jenem in die a. pulmonalis.

Der oben erwähnte **bulbus arteriosus** setzt sich auf die Dorsalseite hin fort und spaltet sich hier in zwei »primitive Aorten«. Jede derselben ist durch 5 Schlundbogenarterien mit dem ventralen Gefäss verbunden. Bei Kiemenatmern persistieren dieselben, bei den höheren Wirbeltieren und auch beim Menschen verschmelzen die Primitivaorten und die Schlundbogengefässe bilden sich durch asymmetrisches Wachstum zu den Aortenästen um. So wird aus dem 4. Schlundbogengefäss links der arcus aortae, rechts der truncus anonymus. Zwischen pulmonalis und aorta findet sich beim Embryo ein Verbindungsgang = ductus arteriosus Botalli, welcher später als bindegewebiger Strang = lig. arteriosum Botalli erhalten bleibt.

17. Der fetale Kreislauf.

Im Nabelstrang, welcher die placenta mit dem kindlichen Nabel verbindet, verlaufen drei Gefässe:

zwei arteriae umbilicales, entspringen von den artt. hypogastricae des fetus,
eine vena umbilicalis.

Die **Nabelarterien** treiben das dunkle, CO_2 reiche Blut des Fetus in die placenta. Hierselbst restauriert es sich, d. h. es nimmt O auf und fliesst durch die **vena umbilicalis** in den fetalen Leib zurück. Die Vene teilt sich, an der Unterfläche der Leber angelangt, in zwei Aeste:

a) der eine fliesst in die vena portae,
b) der andere = ductus venosus Arantii direkt in die vena cava inferior.

Da auch die Pfortader in die **untere Hohlvene** mündet, nimmt letztere das gesamte dunkle Blut der unteren (!) Leibeshälfte auf

und führt es in das atrium dextrum, von wo aus es unter dem Schutze der valvula Eustachii durch das foramen ovale in das linke Atrium gelangt. Von hier geht das dunkle Blut in den linken Ventrikel, von da in die aorta, arteriae hypogastricae, arteriae umbilicales.

Das dunkle Blut der oberen (!) Körperhälfte nimmt einen ganz anderen Weg. Es sammelt sich in der **vena cava superior.** Diese mündet ebenfalls in das rechte atrium. Hierselbst müssen sich demnach die beiden Blutströme der beiden Hohlvenen kreuzen. Während nun aber das Blut der vena cava inferior in das rechte Atrium (!) ging, fliesst dasjenige der vena cava superior in den rechten Ventrikel, von da in die arteria pulmonalis. Diese führt den Lungen aber nur einen geringen Bruchteil des Blutes zu, der bei weitem grössere Teil fliesst durch den ductus Botalli = Anastomose zwischen pulmonalis und Aorta in die letztere ab.

Die Lunge wird also am schlechtesten, die Leber am besten ernährt, worauf die fetale Hypertrophie der letzteren beruht. Nach der Geburt tut das Kind den ersten Atemzug. Dabei legt sich die valvula foraminis ovalis an das foramen ovale an und verschliesst dasselbe. Der ductus Botalli, die arteriae umbilicales und die vena umbilicalis obliterieren. Der erstere persistiert als ein bindegewebiger Strang (= lig. arteriosum Botalli) zwischen der Teilungsstelle der art. pulmonalis und der Concavität des Aortenbogens. Die Nabelarterien werden zu den ligamenta umbilicalia lateralia, die Nabelvene wird zum ligamentum teres der Leber.

18. Die Entwicklung des Excretionsapparates.

Aus dem Mesoderm entwickelt sich zu beiden Seiten der Urwirbel schon früh je ein Zellstrang, welcher mit dem Ektoderm verwächst und in die Allantois mündet. Dieser Strang wird hohl und bildet dann den Wolffschen Gang. Derselbe stülpt an seinem freien (in die Bauchhöhle mündenden) Teile einige quer verlaufende Kanälchen aus, welche sich nach der Leibeshöhle zu öffnen und in ihrer Gesamtheit die Vorniere bilden. Man kann also den Wolffschen Gang als Ausführungsgang der Vorniere ansehen, muss aber daran denken, dass sich die Vorniere später als der Gang bildet. Caudalwärts von der Vorniere stülpt der Wolffsche Gang wieder einige Querkanälchen aus, welche die Urniere zusammensetzen. Diese Kanälchen enden nach der Bauchhöhle zu blind mit kolbigen

Anschwellungen. Sie beginnen sich zu schlängeln und zu sprossen, so dass die Urnieren mit der Zeit kompakte drüsige Organe bilden, in welche von der Aorta aus kleine Schlingen hineinwachsen = corpuscula Malpighii. Weder die Vorniere noch die Urniere haben nun etwas mit der späteren eigentlichen Niere zu tun.

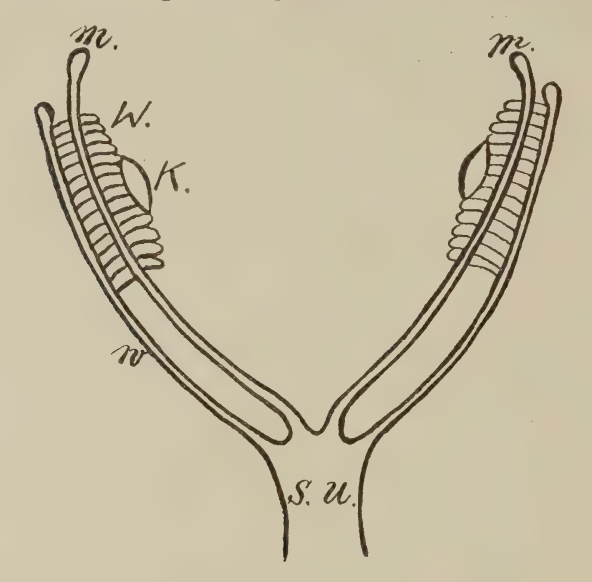


Fig. 16. **Entwicklung des Excretionsapparates.**

S. U. = Sinus urogenitalis, W. = Wolff'scher Körper, w. = Wolff'scher Gang, m. = Müller'scher Gang, K. = Keimdrüse (Hode oder Ovarium).

Die Vorniere persistiert bei Fischen, während sie bei den übrigen Wirbeltieren und beim Menschen bald eingeht. Die Urniere erhält sich ausser bei den Fischen noch bei den Amphibien, beim Menschen wandelt sie sich um und beteiligt sich an der Bildung des Nebenhodens. Die eigentliche Niere entwickelt sich erst spät. Ihr voran geht die Ausbildung des Ureter, welcher als Ausstülpung aus dem Wolffschen Gange entsteht. Das in die Bauchhöhle ragende Ende des Ureter stülpt zuerst die geraden Harnkanälchen als erste Anlage der Niere aus. Die embryonale Niere ist in Läppchen = renculi geteilt, welche später verwachsen. Die postembryonal noch sichtbaren Markstrahlen entsprechen den Ver-

wachsungsstellen. Die Allantois modifiziert sich in der Weise, dass die aus dem Darm ausgestülpte Stelle, in welcher der Wolffsche Gang einmündet, zum sinus urogenitalis, der folgende Abschnitt zur Harnblase und das Scheitelstück endlich zum urachus wird. Der letztere persistiert als lig. umbilicale medium.

19. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates.

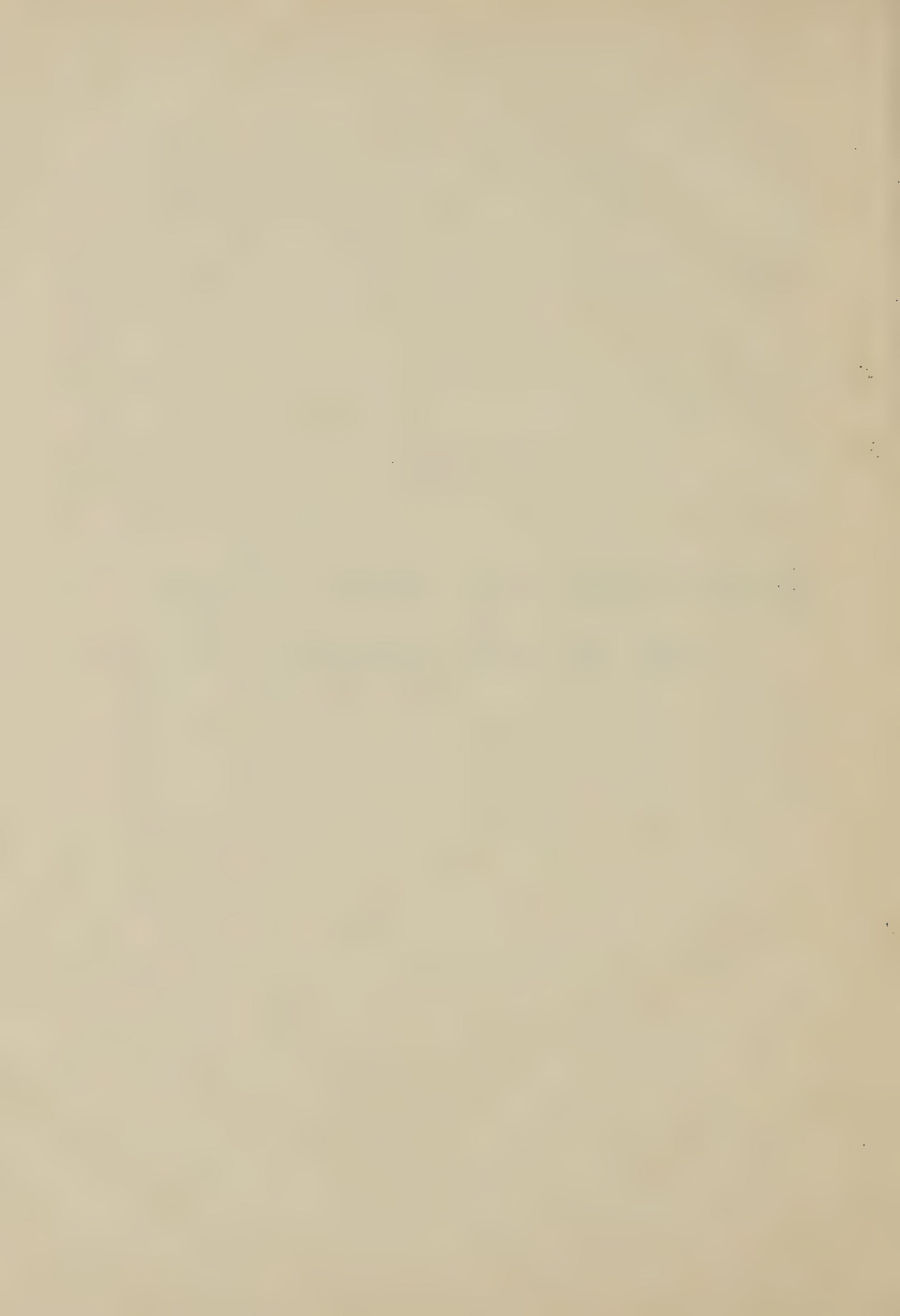
Medial von den Urnieren entwickelt sich jederseits eine Geschlechtsdrüse, die bei beiden Geschlechtern gleich angelegt ist. In ihrer Nähe entstehen die **Müllerschen Gänge,** und zwar bei niederen Tieren durch Abschnürung aus den Wolffschen Gängen, während sie sich beim Menschen selbständig entwickeln und mit den Wolffschen Gängen parallel verlaufen. Die Müllerschen Gänge münden mit dem einen Ende in den sinus urogenitalis, mit dem andern aber frei in die Bauchhöhle. Kurz vor dem Eintritt in den sinus urogenitalis sind Wolffscher und Müllerscher Gang zu einem einzigen Strang = Geschlechtsstrang vereinigt. Nunmehr erst treten die Differenzierungen für beide Geschlechter auf, so zwar, dass beim Manne die Müllerschen, beim Weibe die Wolffschen Gänge eingehen. Beim Manne persistiert der Müllersche Gang nur als fetaler Rest = sinus pocularis s. uterus masculinus und gestielte Hydatide. Die Geschlechtsdrüse wird zum Hoden, der Wolffsche Gang zum vas deferens und Schwanzteil der Epididymis. Die Urniere bildet mit ihrem vorderen (nach dem Kopf zu liegenden) Abschnitt zusammen mit einem Teil der Geschlechtsdrüse das caput epididymidis, von ihrem caudalen Teile bleiben nur fetale Reste bestehen, nämlich vasa aberrantia epididymidis und Paradidymis. Vor der Mündung des Geschlechtsstranges in den sinus urogenitalis entwickeln sich die Geschlechtshöcker. Jeder derselben hat auf der Unterfläche eine Furche = Geschlechtsfurche, welche durch Verwachsung ihrer Ränder = Geschlechtsfalten zur Urethra wird, während der Höcker selbst sich zum penis ausbildet. Die Fortsetzung des Geschlechtshöckers ist ein um den sinus urogenitalis ringförmig laufender Wulst = Geschlechtswulst. Dieser wird zum scrotum. Dasselbe ist, so lange der Hoden an der subperitonealen Mündung des Leistenkanals im Innern der Bauchhöhle gelegen ist, mit dem Hoden durch das Leitband = gubernaculum Hunteri verbunden. Indem dieses mit dem Wachstum des Embryo nicht Schritt hält, übt es einen Zug auf den Testikel aus und zieht ihn in die

Scrotalhöhle, welche durch Ausstülpung des processus vaginalis (s. oben) entstanden ist, hinab = descensus testiculorum. Der sinus urogenitalis besitzt anfänglich mit dem Darm eine gemeinsame Oeffnung nach aussen. Wo dieser Zustand persistiert (niedere Wirbeltiere, Schnabeltiere), entsteht eine Kloake. Beim Menschen bildet sich dagegen eine Scheidewand, der spätere Damm (perineum) aus, welche zwei getrennte Oeffnungen für den Urogenitalkanal und Darm schafft.

Bis zur Anlage der Urniere, der Wolffschen und Müllerschen Gänge, sowie der Geschlechtsdrüsen, ist die Entwicklung also bei beiden Geschlechtern die gleiche. Die Differenzierung erfolgt in der Hauptsache dadurch, dass beim Manne die Müllerschen Gänge eingehen, während sie beim Weibe eine grössere Ausbildung erfahren, wogegen hier die Wolffschen Gänge verkümmern. Die Keimdrüse wird zum Ovarium. Der vordere Abschnitt des Müllerschen Ganges wird zum Eileiter, sein medialer Abschnitt verschmilzt mit demjenigen des gegenüberliegenden Müllerschen Ganges zu einem Sack, der später zum Uterus wird, während sich aus den lateralen Enden die Vagina entwickelt. Verschmelzen die beiden Müllerschen Gänge nur unvollständig, so entsteht ein »uterus bicornis«, welcher bei den niederen Säugetieren physiologisch ist. Die Urniere bildet nur noch zwei fetale Reste, ihr oberer Abschnitt persistiert als Epoophoron, ihr unterer als Paroophoron. Der Geschlechtswulst bildet hier die labia majora, der Geschlechtshöcker die clitoris. Indem die Furche des letzteren offen bleibt, entstehen die labia minora und das vestibulum vaginae.

IV. Teil:

Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane.



20. Entwicklung des Zentralnervensystems.

Die **Entwicklung des Rückenmarkes** beginnt mit der Differenzierung des Ektoderms in ein äusseres Hornblatt (aus flachen Zellen) und eine mehr innen gelegene Medullarplatte (Zylinderzellen). In der letzteren bildet sich eine Furche = Medullarrinne, umgeben von 2 medullaren Wülsten. Diese schliessen sich zum Nervenrohr = gemeinschaftliche Anlage für Gehirn und Rückenmark. Anfangs ist das Nervenrohr durch den canalis neurentericus (am hinteren Ende) mit dem Darmrohr verbunden, welcher indessen frühzeitig obliteriert. Das Nervenrohr besteht zunächst nur aus Zellen, enthält also nur graue Substanz. Erst später wachsen aus den Zellen die Nervenfasern heraus, welche nach Aufnahme des Myelins die weisse Rückenmarksubstanz bilden. Zugleich wird das Lumen des Kanals (= Zentralkanals) enger und die Wand dicker.

Die **Entwicklung des Gehirns** geht aus drei primären Hirnbläschen hervor. Diese sind

I. Vorderhirnbläschen, stülpt zwei weitere Bläschen aus, nämlich
  a) ein Grosshirnbläschen, bildet die Hemisphären des Grosshirns,
  b) zwei Augenbläschen.

Der Raum des Vorderhirnbläschens = Zwischenhirn, wird zum III. Ventrikel.

II. Mittelhirnbläschen, wird zum aquaeductus Sylvii (Vierhügel, pedunculi).

III. Hinterhirnbläschen, zerlegt sich in zwei, nämlich
  a) Kleinhirnbläschen. bildet Kleinhirn und Varolsbrücke,
  b) Nachhirnbläschen, wird zur medulla oblongata.

Der Hohlraum des Hinterhirnbläschens wird zum IV. Ventrikel.

Diese Anlage krümmt sich dreimal, nämlich:

a) zwischen Vorder- und Mittelhirn = Kopfbeuge (Konvexität dorsal),

b) zwischen Klein- und Nachhirnbläschen = Brückenbeuge (Konvexität ventral),
c) zwischen Nachhirn- und Rückenmark = Nackenbeuge (Konvexität dorsal).

Die aus diesen primären Anlagen hervorgehenden Umbildungen entstehen durch

1. ungleichmässiges Wachstum der Hirnbläschen,
2. ungleichmässige Verdickung der Bläschenwände.

Das Grosshirnbläschen ist ursprünglich unpaarig, zerschnürt sich aber später in zwei Hälften = Hemisphaeren, deren Hohlräume die Seitenventrikel bilden. Jedes Hemisphaerenbläschen besteht zunächst aus einer Decke = Stammteil und dem Mantel = pallium. Die erstere verdickt sich und bildet eine Anzahl von Ganglienhaufen = »Stammganglien«, der letztere bildet Furchen. Die zuerst auftretenden = primären sind:

1. fissura Sylvii.
2. Bogenfurche, persistiert als sulcus corporis callosi, ihr ventraler Rand bildet den Randbogen. Beide Randbögen verschmelzen und bilden den Balken.
3. fissura chorioidea, wird zur fissura cerebri transversa anterior, durch welche die tela chorioidea superior in den dritten Ventrikel tritt.
4. fissura calcarina = Ende der Bogenfurche.
5. fissura parietooccipitalis.

Die **Furchen** (sulci) sind sekundäre Bildungen. Von ihnen entwickelt sich zuerst der sulcus centralis (Rolandi).

21. Entwicklung und Wachstum der Haut und ihrer Anhangsgebilde.

a) **Entwicklung der Haut:** Die Epidermis entsteht aus dem Ektoderm und differenziert sich bald in eine äussere Lage verhornender Zellen (= stratum corneum) und eine innere Lage vollsaftiger Zellen, von denen die Erneuerung der abgestossenen verhornten Zellen ausgeht. Aus dieser inneren Lage geht das stratum germinativum (s. rete Malpighii) hervor. Das Corium ist eine mesodermale Bildung.

b) **Entwicklung und Wachstum des Haares:** Die Haarkeime entstehen im 5. Monat als epidermale Epithel-

wucherungen in der Keimschicht. Sie wachsen als solide Epithelzapfen in das corium hinein, verdicken sich (= bulbus) und höhlen sich aus. Das corium selbst legt Bindegewebshäute = Haarbalg um den bulbus und wuchert in die Höhlung des letzteren als Papille hinein. Nunmehr modifizieren sich die Zellen des Haarkeims in besondere Schichten. Die Haare haben nur eine kurze Lebensdauer. Denn nach etwa 100 Tagen verhornt der bulbus und trennt sich von der Papille. Das Ersatzhaar bildet sich von der Papille und von den in der Cutis stecken gebliebenen Wurzelscheiden aus. Auf der Papille bleiben nämlich beim Ablösen des bulbus gewisse Epidermiszellen = Matrixzellen sitzen, welche durch Vermehrung ein neues Haar mit seiner inneren Wurzelscheide entstehen lassen, während sich die äussere Wurzelscheide aus ihren in der Haut verbliebenen Resten regeneriert.

c) **Entwicklung und Wachstum des Nagels.** An den distalen Fingerenden schnürt sich der Urnagel als eine Epidermisplatte von der umgebenden Epidermis ab. Nur seine dorsale Seite wird aber zum Nagel, die ventrale verkümmert. Bis zum Ende des VI. Monats ist der Nagel von einer Hornschicht eingeschlossen. Die letztere schwindet bis auf einen kleinen Rest = Eponychium, und der vordere Rand des Nagels tritt frei hervor. Gerade so, wie das Haar, hat auch der Nagel zwei matrices. Das Nagelblatt (= obere Schicht) wächst von der Keimschicht des Nagelwalles aus, das tiefere Blatt (= weichere Schicht) nimmt seinen Ursprung von der Keimschicht des Nagelbettes (vgl. Virchow, Zellularpathologie, Kap. II).

22. Entwicklung des Geruchsorgans.

Nachdem sich die Mundöffnung gebildet hat, legen sich um dieselbe 5 Fortsätze, nämlich

Stirnfortsatz
2 Oberkieferfortsätze }
2 Unterkieferfortsätze } = Kieferbogen.

Zwischen Stirn- und Oberkieferfortsatz verläuft die Augennasenrinne. Die erste Anlage des Geruchsorgans ist ein paariges Grübchen, welches sich durch Einstülpung des Ektoderms auf

dem Stirnfortsatz bildet. Der letztere wird hierdurch in die beiden Nasenfortsätze geschieden, welche später zur äusseren Nase werden. Auch die Augennasenrinne erfährt dadurch eine Modifikation. Ihr lateraler Abschnitt, zwischen Oberkiefer und lateralem Nasenfortsatz wird zur Tränenrinne, ihr medialer, zwischen medialem Nasenfortsatz und Oberkieferfortsatz gelegener Teil zur Nasenrinne. Diese ist die unmittelbare Fortsetzung des Hörgrübchens und schliesst sich später zu einem Kanal, welcher in die Mundhöhle mündet. Das Geruchsgrübchen bildet sich zur pars olfactoria der Nasenschleimhaut um. Die Nasenfortsätze verschmelzen zur Nasenscheidewand, welche vorn als cartilago quadrangularis restiert, hinten aber in demselben Masse schwindet, wie das umgebende Bindegewebe unter Bildung des vomer ossificiert. Die anfangs bestehende Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle schliesst sich durch die Gaumenplatten, welche aus den Oberkieferfortsätzen herauswachsen und sich in der embryonalen Gaumenspalte begegnen.

23. Entwicklung des Ohres.

Das Ektoderm bildet durch Einstülpung zuerst das Hörgrübchen (dorsal von der ersten Schlundspalte), welches sich vertieft und als Hörbläschen abschnürt. Dieses teilt sich in sacculus und utriculus. Der sacculus stülpt nach unten die Schnecke, nach oben einen Kanal aus, welcher zusammen mit einem analogen Kanälchen des utriculus den recessus labyrinthi bildet. Der utriculus entsendet drei taschenartige Ausbuchtungen, deren Wände an der Wurzel verkleben, weiter oben aber die canales semicirculares bilden. Die Wandungen der so entstandenen Organe bestehen aus Ektoderm und werden von embryonalem Bindegewebe umgeben. Dasselbe sondert sich in eine äussere = knorpelige und eine innere = gallertige Lage. Die letztere verflüssigt sich bis auf zwei dünne Bindegewebsschichten, die sie an der epithelialen Wand und der knorpeligen Lage absetzt. Auf diese Weise ist ein knorpliges und ein häutiges Labyrinth nebst der Perilymphe fertig gebildet. Die Knorpelkapsel verknöchert. Das Mittelohr und das äussere Ohr entstehen aus der Umgebung der ersten Schlundspalte. Da, wo sich dieselbe schliesst, bleibt aussen und innen je eine Rinne bestehen. Aus der inneren bildet sich oben durch Ausbuchtung die Paukenhöhle, unten durch Verwachsung der Rinnenränder die tuba

auditiva. Die Gehörknöchelchen entwickeln sich aus den Knorpeln der ersten beiden Schlundbögen, nämlich aus dem dorsalen Abschnitt des ersten Schlundbogens Ambos und Hammer, aus demjenigen des zweiten Schlundbogens die crura stapedis, während die

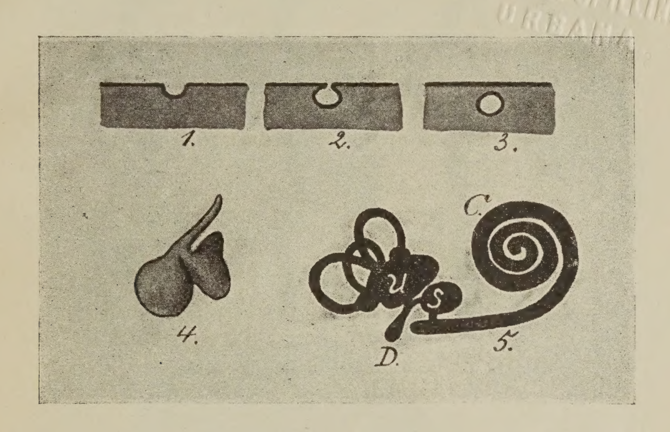


Fig. 17.

Entwickelung des inneren Ohres:

1. Erste Anlage in Form einer grubenförmigen Vertiefung,
2. Beginnende Abschnürung des sog. Hörbläschens,
3. Vollendete Abschnürung,
4. Weitere Differenzierung des Bläschens in 2 Säcke: Den Sacculus und Utriculus und den langgezogenen Ductus endolymphaticus (= recessus labyrinthi),
5. Schema des vollentwickelten inneren Ohres:

U = Utriculus mit Bogengängen,
S. = Sacculus,
D. = Ductus endolymphaticus,
C. = Schnecke.

Platte aus dem Labyrinthknorpel hervorgeht. Die äussere Rinne lässt die Ohrmuschel und den äussern Gehörgang entstehen, die dünne Verwachsungsstelle (also der Grund der beiden Rinnen) wird zum Trommelfell.

24. Die Entwicklung des Auges.

Aus dem Vorderhirnbläschen stülpt sich jederseits ein gestieltes Bläschen aus = primäre Augenblase. Dieselbe stülpt sich, nach Art einer Gastrula, mitsamt dem Stiel ein. Das eingestülpte Bläschen heisst Augenbecher, die durch Einstülpung des Stieles entstandene Rinne nebst dem anstossenden Teil des Bechers heisst

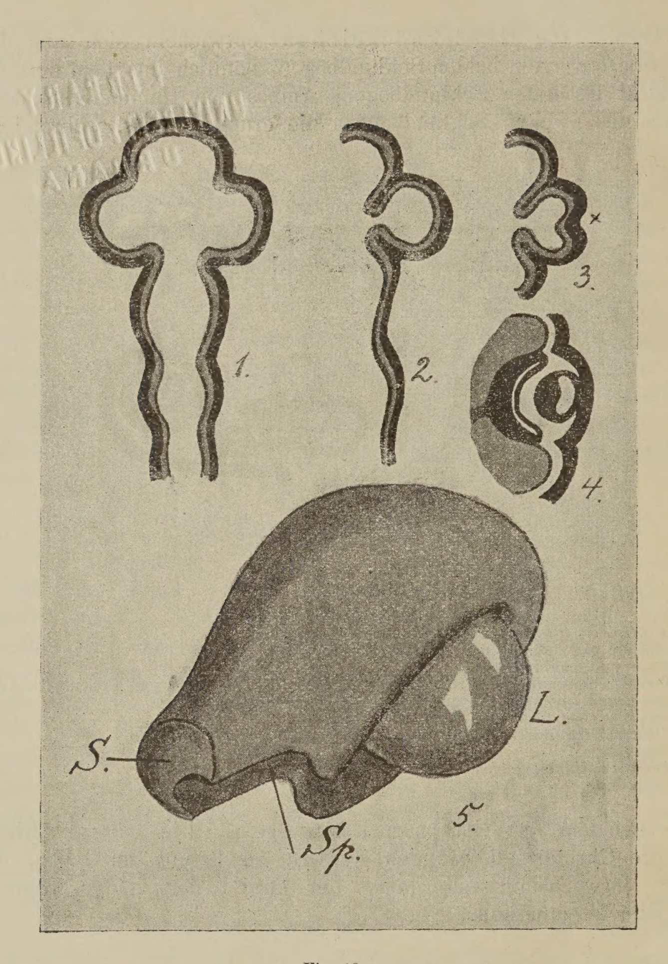


Fig. 18.

Entwicklung des Auges:

1. Aus den primären Vorderhirnblasen stülpen sich seitlich die Augenblasen aus,
2. Stielung der Augenblase durch weitere Einschnürung,
3. Becherförmige Einstülpung der Augenblase durch Anlage der Linsengrube (×),
4. Aus der Linsengrube hat sich das Linsensäckchen abgeschnürt, das den Augenbecher von vorn her eindrückt,
5. Augenbecher mit Linse:

L. = Linse,
S. = Sehnerv,
Sp. = Augenspalte.

embryonale Augenspalte. In den Augenbecher hinein wächst die Linse, welche sich vom Ektoderm abschnürt.

Ihre erste Anlage ist eine Einstülpung des Ektoderms = »Linsengrube«, welche durch Abschnürung zum »Linsensäckchen« wird. Dasselbe ist anfangs hohl, füllt sich aber allmählich da-

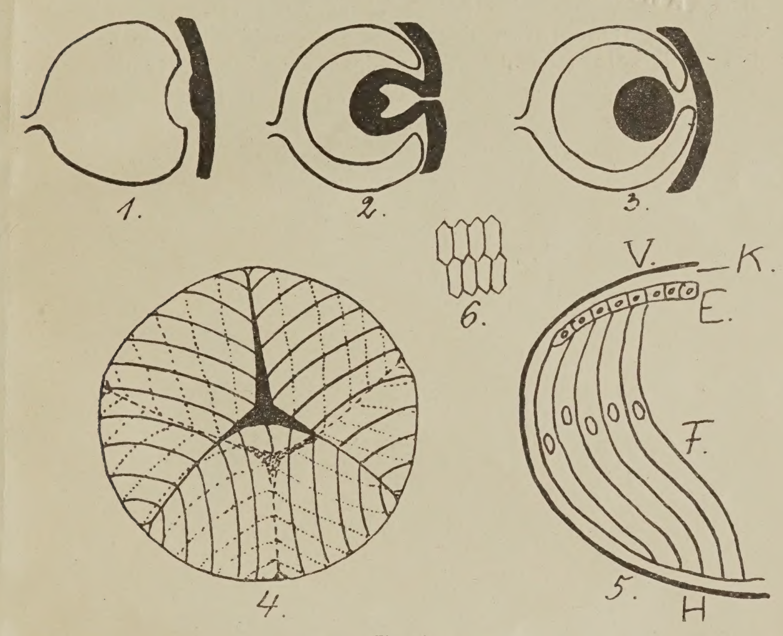


Fig. 19.

Entwicklung der Linse:

1. 2. 3. = Drei Stadien der Entwickelung der Linse.
4. = Die Anordnung der Linsenfasern; vorderer und hinterer Linsenstern.
5. = Querschnitt durch die Linse
   V = Vordere ⎱ Linsenfläche.
   H = Hintere ⎰
   K = Linsenkapsel.
   E = Linsenepithel.
   F = Linsenfasern.
6. Linsenfasern im Querschnitt.

durch, dass die Zellen ihrer hinteren Wand zu langen »Linsenfasern« auswachsen.

In die embryonale Augenspalte hinein wuchert das umgebende

Bindegewebe nebst einer Gefässschlinge. Das erstere wird zum Glaskörper, die letztere zur art. hyaloidea (persistiert als canalis hyaloideus). Der Stiel wird zum nervus opticus. In die von ihm gebildete Rinne (= medialer Teil des Augenbechers) wuchert ebenfalls eine Gefässschlinge hinein, welche zur art. centralis retinae wird. Der Augenbecher selbst modifiziert sich in der Weise, dass seine innere Wand zur retina, seine äussere zur Pigmentmembran der retina sich umbildet. Die chorioidea und sclera entstehen aus dem umgebenden Bindegewebe.

Druck von Albert Koenig in Guben.